



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Biodiversidad y conservación de Hemiptera : Heteroptera terrestres (Insecta) en el Cono Sur, Argentina

**Diez, Fernando**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Coscarón, María del Carmen

Co-dirección: Quirán, Estela Maris

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2017

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20170407001504>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

“BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE HEMIPTERA:  
HETEROPTERA TERRESTRES (INSECTA)  
EN EL CONO SUR, ARGENTINA”



TRABAJO DE TESIS DOCTORAL

LIC. FERNANDO DIEZ

Directora: Dra. Maria del Carmen Coscarón

Codirectora: Dra. Estela Maris Quirán

2017



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**“Biodiversidad y conservación de Hemiptera: Heteroptera terrestres  
(Insecta) en el cono sur, Argentina”**

Trabajo de Tesis Doctoral

Lic. Fernando Diez

Universidad Nacional de La Pampa

(UNLPam)

Directora: Dra. María del Carmen Coscarón

Codirectora: Dra. Estela Maris Quirán

Año 2017

La presente tesis fue financiada mediante los proyectos “Diversidad de Heteroptera (Insecta) terrestres fósiles y recientes de las provincias de Chubut y Neuquén, Patagonia Argentina” subsidio de Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCYT), PICT 2012/1555 y Biodiversidad y conservación de Heteroptera (Insecta)” subsidio de Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), PIP 5261; ambos dirigidos por la Dra. María del Carmen Coscarón.

## Índice de contenidos

Agradecimientos .....	5
Resumen .....	6
Palabras claves .....	9
Abstract .....	10
Keywords.....	12
Capítulo I: Introducción, hipótesis y objetivos.....	13
Biodiversidad, conservación e importancia.....	14
Biodiversidad y su estructuración en comunidades .....	14
Biodiversidad y su relación con el medio ambiente .....	15
Contingencia histórica.....	17
Aspectos generales de las taxa indicadoras “Heteroptera terrestres” .....	18
Importancia del presente estudio .....	21
Hipótesis.....	22
Hipótesis sobre ensamble de Heteroptera y el ambiente.....	22
Objetivos .....	23
Objetivo general.....	23
Objetivos específicos .....	23
Capítulo II: Materiales y métodos .....	25
Área de estudio .....	26
Actividad de campo .....	31
Actividad de laboratorio .....	32
Análisis de datos .....	39
Riqueza e inventario.....	39
Estructura de la comunidad de Heteroptera terrestres .....	42
Biodiversidad y el ambiente .....	45
Capítulo III: Riqueza de especies e inventario .....	47

Introducción.....	48
Resultados.....	49
Inventario.....	49
Capítulo IV: Estructura, diversidad y ensambles .....	57
Introducción.....	58
Rango abundancia.....	58
Perfil de Biodiversidad.....	59
Complementariedad .....	59
Resultados y discusión .....	60
Curvas de rango abundancia.....	60
Perfil de diversidad e índices de diversidad .....	66
Ensambls de Heteroptera y sus variaciones.....	70
Capítulo V: Ensambls y su relación con el ambiente.....	75
Introducción.....	76
Resultados y discusión .....	81
Relación entre ambiente y composición específica .....	87
Capítulo VI: Conclusiones .....	95
Capítulo VII: Bibliografía .....	98

## **Agradecimientos**

A mi directora de tesis Dra. Coscarón, María del Carmen por haber aceptado dirigirme, por el interés en el éxito de mi trabajo.

A mi codirectora de tesis Dra. Quirán, Estela Maris a quien agradezco por su apoyo y motivación constante.

Agradezco a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, por permitirme realizar mi formación de postgrado. Al Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el financiamiento y la beca otorgada. A la Universidad Nacional de La Pampa, por brindarme lugar de trabajo y financiamiento para realizar la presente tesis.

Quiero expresar mi agradecimiento a mis compañeros (Pall José Luis y Marcela Cornelis).

Gracias Dr. San Blas, Germán por la lectura crítica y orientación en el último tramo de la tesis.

También un profundo agradecimiento a la Dra. Lantschner, Victoria por la orientación en varios test estadísticos y formulación de hipótesis.

Un profundo agradecimiento a la Lic. María Rosa Derguy por la constante ayuda en el procesamiento de las imágenes satelitales.

Quiero agradecer al Dr. Dellapé, Pablo y Dra. Grazia, Jocelia por la ayuda en la determinación de algunos ejemplares.

A todos aquellos que de una manera u otra colaboraron para el desarrollo de este trabajo.

A toda mi familia, que siempre apoyaron y animaron en mi carrera en especial a mi mamá y papá, pero en particular por apoyarme en mis elecciones e inculcarme el amor por la naturaleza.

Gracias a los chicos del Hostel Hestel (Parce, Clarita, Gonzalo, Marcos, Ivan y Rulo) por acompañarme en mis estadías en La Plata.

A Barby, por sus consejos, experiencia, su aliento y acompañarme en este proceso.

## Resumen

Las medidas de biodiversidad proveen una línea base de la información sobre distribución, riqueza de especies y abundancia relativa de los taxa los cuales son requeridos para la toma de decisiones en conservación. Así mismo, el estudio de la dinámica de la composición específica de insectos y su relación con variables ambientales permite entender diferentes procesos que dan forma a las comunidades. Ya sean por limitación térmica, por variación en la productividad primaria de un ambiente o por la historia evolutiva que posee cada comunidad, los ensambles son dinámicos. Esto puede ser de trascendencia porque muchos insectos son herbívoros, los cuales constituyen la mayor porción de biodiversidad del planeta (57% de las especies descritas, lo que equivale a 1,75 millones de especies) o porque tienen un impacto significativo sobre la productividad, descomposición, ciclo de nutrientes y otros procesos del ecosistema. Varias especies de insectos pueden ser plagas de cultivos ocasionando pérdidas económicas considerables o bien depredadores que puedan ser utilizados como controladores biológicos. Las chinches (Heteroptera) son consideradas buenos indicadores de la biodiversidad de invertebrados, debido a que incluyen especies de fitófagos y depredadores, las ninfas y los adultos viven en el mismo hábitat y responden fuertemente a los cambios ambientales. El desplazamiento de especies nativas y el solapamiento trófico con especies invasoras están generando pérdida de biodiversidad en Patagonia. Otro importante factor que afecta la biodiversidad en Patagonia es la pérdida de bosques nativos por el uso incorrecto del fuego. El conocimiento referido a Heteroptera en la Patagonia Argentina es relativamente pobre, a pesar de que hay artículos en los cuales se proveen nuevos registros o descripciones de nuevas especies, sólo hay un trabajo que detalla la composición de especies, estructura de ensamble y estructura trófica de Heteroptera en la región, particularmente en Península Valdés, Chubut, Argentina.

Debido a lo mencionado, en la presente tesis se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Confeccionar un inventario biológico pormenorizado del suborden Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia Argentina mediante la recolección de adultos y estadios ninfales.
- 2) Analizar la estructura de la comunidad de chinches (Heteroptera) terrestres en las provincias fitogeográficas de Monte, Estepa Patagónica y Subantártica, presentes en el norte de la Patagonia Argentina, mediante la abundancia, riqueza de especies y composición de ensamble de chinches terrestres sobre la vegetación.



3) Identificar sitios de muestreos con ensambles de especies de Heteroptera terrestres similares con el fin de delimitar las comunidades con el fin de comprobar asociación predicha por la hipótesis de contingencia histórica.

4) Examinar la variación de la composición específica de chinches (Heteroptera) terrestres a lo largo de las tres provincias fitogeográficas, presentes en el norte de la Patagonia Argentina, con el fin de comprobar asociaciones predichas por las hipótesis de limitación térmica y productividad primaria neta.

Se seleccionaron 21 sitios en el norte de la Patagonia Argentina, siete por provincia fitogeográfica (Monte, Estepa Patagónica y Subantártica). Los cuales fueron muestreados dos veces, uno por año, entre los meses de enero y febrero del 2013 y nuevamente en 2014. El área muestreada comprendió las provincias políticas de Río Negro, Neuquén y Chubut. En cada sitio se tomaron 10 muestras con un G-Vac (“garden-vaccum”) sobre la vegetación y con red entomológica, recolección manual y trampa de luz. Estas últimas dos técnicas no fueron utilizadas para testear las hipótesis propuestas, pero sí para incrementar datos respecto a registro y distribución de especies de Heteroptera terrestres presentes en el norte de la Patagonia. En cada sitio se tomaron variables ambientales como: cobertura de suelo por herbáceas (mediante fotografías digitales), se calculó el índice normalizado de vegetación (NDVI, de sus siglas en inglés) mediante escenas satelitales multi-bandas y, finalmente, se consideraron variables climáticas históricas (a partir de worldclim).

Se analizaron un total de 840 muestras tomadas en dos años, capturando 1.956 ejemplares de los cuales 1883 fueron determinados a nivel específico, resultando en 31 especies distribuidas en 11 familias; del total de ejemplares capturados 73 fueron determinados a nivel genérico y diferenciados en 9 morfoespecies. Doce ninfas no fueron tenidas en cuenta en el análisis debido a la imposibilidad de su identificación a nivel específico, ya que no pudieron ser asociadas a ningún adulto. La provincia fitogeográfica del Monte ( $S=20$   $N=340$ ) presentó una abundancia menor y riqueza igual a la de Estepa ( $S=20$ ,  $N=1257$ ). La provincia fitogeográfica Subantártica ( $S=17$ ,  $N=359$ ) presentó menor riqueza y abundancia intermedia en comparación con las dos primeras provincias fitogeográficas. Se logró una completitud de inventario del 94,49 % en el total de las muestras, 83,33% para el Monte, 91,15 % para Estepa Patagónica y 87,90 % para Subantártica. El porcentaje de singletones fue muy bajo (6,6%), al igual que el de dobletones (20%). Las curvas de rango abundancia se ajustaron a Zipf-Mandelbrot, lo cual permite concluir que hay un alto costo energético para las especies sucesionalmente tardías. Es decir que las primeras especies en colonizar un área tendrán un bajo costo energético y los colonizadores posteriores poseerán requisitos más específicos y por lo tanto son menos frecuentes que las primeras especies que llegan. Es por esta razón, que se encuentran pocas

especies muy abundantes y muchas especies con baja abundancia en la comunidad. Los perfiles de diversidad de Estepa Patagónica y Monte son igualmente ricos en especies, siendo Monte el más equitativo. El perfil de diversidad de Subantártica no pudo ser comparado porque intercepta los demás perfiles. Según el índice de Menhinick, Monte es más rico que Estepa Patagónica y Subantártica, éste último posee mayor riqueza que Estepa. El índice de Buzas y Gibson sugiere que Subantártica es la provincia fitogeográfica más equitativa, Estepa es la menos equitativa y presenta mayor dominancia según el índice de 1-Simpson (Dominancia).

Se construyeron dos modelos que permiten explicar la composición específica y su relación con el ambiente en el norte de la Patagonia Argentina. El primer modelo está constituido por cuatro variables “bio3 + bio2 + bio4 + tmin4”, siendo bio2 = Rango de temperatura media diurna (media mensual (max temp - min temp)), bio3 = Isotermalidad: Índice de variabilidad de la temperatura (BIO2/BIO7) (\* 100), bio4 = Estacionalidad de la temperatura (desvío estandar \* 100) = desviación estándar de la temperatura media mensual \* 100, en cada estación y tmin4= temperatura mínima del mes 4. Este modelo explica el 34,84 % de la variabilidad total de la composición específica, dejando un 65,16 % sin explicar. Los valores propios (Eigenvalues) de cada eje fueron CCA1= 0,76 y CCA2= 0,54. El eje CCA1 explica el 45,10 % de la variabilidad total explicada por el análisis de Correspondencia Canónica, mientras, que el eje CCA2 explica el 29,05 % de la variabilidad. Los dos ejes juntos explican un 74,15 % de la variabilidad contraída (variación de la relación entre la composición específica y el ambiente). El eje ACC1 mostró un gradiente ambiental creciente de bio3 (coeficiente de correlación  $r = 0,90$ ) y decreciente de bio4 ( $r = -0,87$ ) que da cuenta de la separación entre los conjuntos de especies de Heteroptera en el área de estudio. Esta separación se corresponde también con el análisis de agrupamiento en función de distancia de Bray-Curtis. En el segundo modelo las variables respuestas (composición específica de Heteroptera) fueron significativamente relacionadas con las variables explicativas (bio2, bio3, bio4 y NDVI). Este segundo modelo construido explica un 39,50 % de la variabilidad total, dejando un 60,56 % sin explicar. Los valores propios (Eigenvalues) de cada eje fueron para CCA1= 0,90 y para CCA2= 0,58. El eje CCA1 explica el 40,20 %, mientras que el eje CCA2 explica el 25,81 % de la variabilidad total explicada por el análisis de correspondencia canónica. La sumatoria de los dos ejes explica 66,01 % de la variabilidad contraída (variación de la relación entre el ensamble y el ambiente). El eje CCA1 mostró un gradiente ambiental creciente de bio3 (coeficiente de correlación,  $r = 0,89$ ), creciente de NDVI ( $r=0,87$ ) y decreciente de bio4 ( $r = -0,86$ ) que da cuenta de la separación entre los conjuntos de sitios basados en la composición específica de Heteroptera en el área de estudio. Las variables que más explican los cambios en los ensambles fueron bio4 y bio3, siendo la primera la desviación estándar de las temperaturas anuales y la segunda es la relación entre el rango de la temperatura anual y el rango de la temperatura en las

horas luz. Esto permite concluir que la Hipótesis de limitación térmica es la que mejor explica la dinámica de la composición específica a una escala geográfica en el norte de la Patagonia Argentina.

**Palabras claves:** Heteroptera, Patagonia Norte, Comunidad, Ensamble, Variables ambientales.

## Abstract

Biodiversity measures provide a baseline of information about distribution, species richness and relative abundance of taxa which are required for making conservation decisions. Also, the study of dynamics of insect specific composition and its relationship with environmental variables allows to understanding different processes that can give shape to communities. Either by thermal limitation, by variation in primary productivity in an environment or due to the evolutionary history held by each community, the assemblies are dynamic. This could be important because these insects are herbivorous and constitute the largest portion of global biodiversity (57% of the described species which equated 1.75 million) or because they have a significant impact on productivity, decomposition, nutrient cycling and other ecosystem processes. Also, several insect species can be crops pests causing considerable economic losses or they can be predators used as biological controllers. Truebugs (Heteroptera) are considered good indicators of invertebrate biodiversity, because they include phytophagous and predator species, larvae and adults live in the same habitat and respond strongly to environmental changes. The displacement of native species and trophic overlap with invasive species are causing loss of biodiversity in Patagonia. Another important factor affecting the biodiversity in Patagonia is native forest species loss by fire misuse. The knowledge referred to Heteroptera in Patagonia Argentina is relatively poor, even though there are articles which give new records or new species descriptions, only a single work gives in detail species composition, structure assembly and trophic structure of Heteroptera in Península Valdes, Chubut, Argentina.

Due to the above, the objectives of this thesis were as follow:

- 1) Construct a detailed biological inventory of the suborder Heteroptera (terrestrial) by collecting adult and nymphal stages.
- 2) Identify sampling sites with similar terrestrial Heteroptera species assemblages in order to delimit the communities.
- 3) Analyze the structure of the true bugs (terrestrial Heteropteran) community in the Monte, Patagonian Steppe and Subantartic phytogeographic province, by abundance, species richness and composition of true bugs assembly over the vegetation in each phytogeographic province.
- 4) Examine the relationship between the variation in specific composition of true bugs (terrestrial Heteroptera) observed along the three phytogeographic provinces in northern Patagonia Argentina with environmental variables, in order to verify associations predicted by the hypothesis thermal limitation and primary productivity. Also, verify the influence of historical contingency on Heteroptera assembly at large geographical areas.

Two samplings were made, one per year between the months of January and February of 2013 and 2014, where 21 sites were selected in northern Patagonia, seven per phytogeographic province (Monte, Patagonian Steppe and Subantartic). The 21 sites were sampled in 2013 and again in 2014. The sampled area covered the political provinces of Río Negro, Neuquén and Chubut. In each site, 10 samples were taken with a G-Vac (garden-vacuum) on vegetation and entomological net, manual collection and tramp light were used. These two last techniques were not used to test the hypotheses proposed, but were used to increase data record and distribution of Heteroptera species present in northern Patagonia. At each site environmental variables were taken such as: herbaceous cover (using digital photographs), the normalized vegetation index (NDVI) calculated using multiband satellite scenes, and historical climatic variables (from worldclim).

Were analyzed a total of 840 samples, it were taken in two years, capturing 1,956 specimens of which 1883 were determined at specific level, resulting in 31 species distributed in 11 families. from the total of specimens captured, 73 were determined at the generic level and differentiated into 9 morphospecies. Monte phytogeographic Province (S = 20 N = 340) presented a lower abundance and equal richness than Patagonian Steppe (S = 20, N = 1257). The Subantartic phytogeographic Province presented less richness and medium abundance in comparison to the remaining two Phytogeographic provinces studied (S = 17, N = 359). An inventory completion of 94.49% was achieved from all the samples, 83.33% to Monte, 91.15% to Patagonian Steppe and 87.90% to Subantartic province. The percentage of singletons was very low (6.6%), as well as the dobletons one (20%). Abundance-range curves were fitted to Zipf-Mandelbrot allowing to conclude that there is a high energy cost to successional late species. Meaning, the first species to colonize an area will have a low energy cost and subsequent colonizers will have more specific requirements, and therefore they are less frequent than the species to arrived first. For this reason, they were found few species with high abundance and many species with low abundance in the community. Estepa and Monte diversity profiles were equally rich, being Monte the most equitable. Subantartic diversity profile could not be compared because it intercepts the other profiles. According to Menhinick index, Monte was richer than Steppe and Subantartic, the latter has greater richness than Steppe. Buzas and Gibson index suggests that Subantartic Phytogeographic province is the most equitable, Patagonian steppe Phytogeographic province was the least equitable and presented greater dominance according to 1-Simpson (Dominance) index.

Two models that explain the specific composition and its relation with the environment in northern Patagonia Argentina were built. The first model is constituted by four variables "bio3 + bio2 + bio4 + tmin4", where bio2 = mean diurnal range (mean of monthly (max temp - min temp)), bio3 = Isothermality (bio2/bio7) (\* 100), bio4= temperature seasonality (standard deviation \*100), bio7=

temperature annual range and  $tmin4$ = minimum temperature 4th month. This model explains 34.84% of the total variability of the specific composition, leaving a 65.16% unexplained. The eigenvalues of each axis were  $CCA1 = 0.76$  and  $CCA2 = 0.54$ . The  $CCA1$  axis explains 45.10% of the total variability explained by the Canonical Correspondence Analysis, while the axis  $CCA2$  explains 29.05% of the variability. The two axis together account for a 74.15% of the variability contracted (variation of relationship between the specific composition and the environment). The  $ACC1$  axis showed that an environmental gradient of increasing  $Bio3$  (correlation coefficient  $r = 0.90$ ) and decreasing of  $BIO 4$  ( $r = -0.87$ ) that accounts for the separation between groups of Heteroptera species in the study area. This separation also corresponds to the cluster analysis based on Bray-Curtis distance. In the second model the variables responses (specific composition of Heteroptera) were significantly related to the explanatory variables ( $bio2$ ,  $Bio3$ ,  $BIO 4$  and  $NDVI$ ). This built model explains 39.50% of the total variability, leaving a 60.56% unexplained. The eigenvalues of each axis were  $CCA1 = 0.90$  and  $CCA2 = 0.58$ . The  $CCA1$  axis explains 40.20% while the  $CCA2$  axis explains 25.81% of the total variability explained by the Canonical Correspondence Analysis. The sum of the two axes explains 66.01% of the variability contracted (variation of the relationship between the assembly and the environment). The  $CCA1$  axis showed increasing environmental gradient  $Bio3$  (correlation coefficient  $r = 0.89$ ), increasing  $NDVI$  ( $r = 0.87$ ) and decreasing  $BIO 4$  ( $r = -0.86$ ) that accounts for the grouping between sets of sites based in the specific composition of Heteroptera in the study area. The variables that most explain changes in the assemblies were  $Bio 4$  and  $Bio3$ , the first one is standard deviation of annual temperatures and the second one is the relationship between annual temperature range and temperature range in daylight hours. This allows to conclude that thermal limitation hypothesis is influencing dynamics in the specific compositions of Heteroptera in a geographical scale in northern Patagonia Argentina.

**Keywords:** Heteroptera, North Patagonia, Community, Assembly, Environmental Variables.

# **Capítulo I:**

## **Introducción, hipótesis y objetivos**

**En este capítulo, se desarrollan conceptos generales abordados durante esta investigación y se presentan los objetivos e hipótesis a testear.**

## **Biodiversidad, conservación e importancia**

Mundialmente, la biodiversidad se encuentra cada vez más amenazada por la antropización de los ecosistemas naturales, estos impactos colaboran con la extinción de especies y la homogeneización de la biodiversidad a través de la invasión de diferentes especies (Vitousek *et al.* 1997; Chaudhary y Kastner 2016; Huusela-Veistola *et al.* 2016). La lista roja (“Red List”) de la Unión Internacional por la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) indica que 322 especies de vertebrados se han extinguido, al igual que las especies de aproximadamente el 41 % de anfibios, el 26 % de mamíferos, 13 % de aves, 40 % de invertebrados y 30 % de plantas se consideran en peligro de extinción (IUCN 2014; Chaudhary y Kastner 2016). La preocupación por la rápida pérdida de la biodiversidad ha intensificado los estudios debido a la necesidad de comprender la estructura de las comunidades, entre otras propiedades de la biodiversidad (Magurran y Henderson 2003). Es necesario aumentar los estudios experimentales de los procesos ecológicos para entender los ecosistemas de nuestro planeta, ya que estamos cambiando a este a una velocidad mayor de la que podemos comprenderlos (Vitousek *et al.* 1997). Las medidas de biodiversidad proveen una línea base de la información sobre distribución, riqueza y abundancia relativa de los taxa requeridos para la toma de decisiones en conservación, estudios ecológicos, biogeográficos, cladísticos y filogenéticos (Magurran 2004).

## **Biodiversidad y su estructuración en comunidades**

La comunidad local es un epifenómeno que tiene relativamente poco poder explicativo en la ecología y la biología evolutiva. La coexistencia local no puede dar una idea de las distribuciones ecogeográficas de especies dentro de una región, de los cuales derivan los conjuntos locales de especies, como tampoco pueden ser utilizadas para probar hipótesis sobre el origen, mantenimiento y regulación de la riqueza de especies a nivel regional (Ricklefs 2008). La tendencia de los estudios ecológicos actuales están dirigidos hacia un concepto de comunidad basado en las interacciones entre las poblaciones en más de un continuo de escalas espaciales y temporales dentro de una región, incluido los procesos evolutivos que producen nuevas especies (Ricklefs 2008). Sin embargo, está comprobado que la abundancia de un depredador tope influye en la estructura y dinámica de una comunidad, básicamente esto enuncia la hipótesis de Top-Down (Rzanny *et al.* 2013). Esta hipótesis generalmente es testada a partir de estudios donde las áreas de muestreos no son a escalas regionales,



sino más bien, a escala local y aun así permiten visualizar cómo influye la abundancia de un depredador (factor local) sobre los ensambles específicos y la estructura de una comunidad (Rzanny *et al.* 2013; Mestre *et al.* 2016). Factores que influyen en la estructura de las comunidades pueden ser tanto bióticos como abióticos (Figura I. 1.) además de muy diversos. Por ejemplo, los cambios marcados en la fisonomía de los tipos de vegetación en la transición de las provincias fitogeográficas Estepa Patagónica y Bosques Andino Patagónicos desempeñan un papel predominante en la estructuración de la diversidad de especies de hormigas en las montañas templadas del norte de la Patagonia occidental (Werenkraut *et al.* 2015). También, la termorregulación es importante para muchas actividades individuales y es especialmente importante para mantener la eficiencia de la digestión y la adquisición de recursos en los insectos (Joern y Laws 2013).

## **Biodiversidad y su relación con el medio ambiente**

La relación entre el clima y la biodiversidad es uno de los patrones más relevantes y omnipresente en la ecología de la comunidad. Está totalmente aceptado, como una generalización, que la diversidad de especies es mayor en los trópicos que en los polos del planeta, esta afirmación es tanto aplicable en hábitats marinos como terrestres (Clarke y Gaston 2006). La idea que el clima controla la energía y que ésta influye en el gradiente de riqueza a nivel global data desde los inicios de la biogeografía (von Humboldt 1808). Este patrón suele ser explicado por dos hipótesis: la hipótesis de productividad y la hipótesis de limitación térmica. Ambas hipótesis han sido originalmente propuestas para explicar los patrones de variación espacial en la riqueza de especies a escalas geográficas (Clarke y Gaston 2006). Es de crucial importancia delimitar ambas hipótesis ya que han sido utilizadas bajo títulos hipótesis/energía/especies (Clarke y Gaston 2006).

### **Hipótesis de productividad:**

Esta hipótesis enuncia que la Productividad Primaria Neta (PPN) de un ecosistema, limita la abundancia del gremio trófico consumidores o herbívoros (Currie *et al.* 2004; Ruggiero *et al.* 2009), siendo la producción primaria la tasa a la cual es fijado el carbono por las plantas menos el carbono perdido por la respiración de las mismas (Kaspari *et al.* 2000). Es decir, la riqueza y abundancia de

especies va a estar regulada y limitada indirectamente por la abundancia de las especies componentes de cada estrato en la pirámide trófica (energía disponible). En otras palabras, la abundancia de plantas está regulada por la disponibilidad de energía solar y de agua. A su vez, la abundancia de herbívoros está limitada por la productividad primaria neta de las plantas. Por último, la abundancia de predadores está limitada por la producción secundaria de los herbívoros. Entonces, a mayor energía disponible, hay una alta coexistencia de especies y, también aumenta el número de individuos que el ambiente puede soportar, esto genera que las poblaciones de especies sean grandes y el riesgo de extinción disminuya, es por esto que también afecta la composición específica (Connell y Orias 1964; Oindo *et al.* 2000). La productividad primaria neta es una variable difícil de medir directamente, sobre todo en el paisaje o escalas regionales. En consecuencia, en los estudios regionales de biodiversidad, suelen calcular la PPN en forma indirecta, en los cuales se deriva típicamente de datos climáticos recogidos en unos pocos puntos dispersos en el área de muestreo, que se utilizan para caracterizar la PPN sobre una amplia región (Currie 1991). El Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés) se ha relacionado con la PPN a escalas espaciales amplias y temporales, pero siempre recomendando que se lleve a cabo una corrección de los factores que distorban las imágenes satelitales, tales como vapor de agua y ángulo de la incidencia de los rayos solares (Box *et al.* 1989; Prince 1991; Oindo *et al.* 2000; Zhu *et al.* 2013; Rafique *et al.* 2015).

### **Hipótesis de la limitación térmica:**

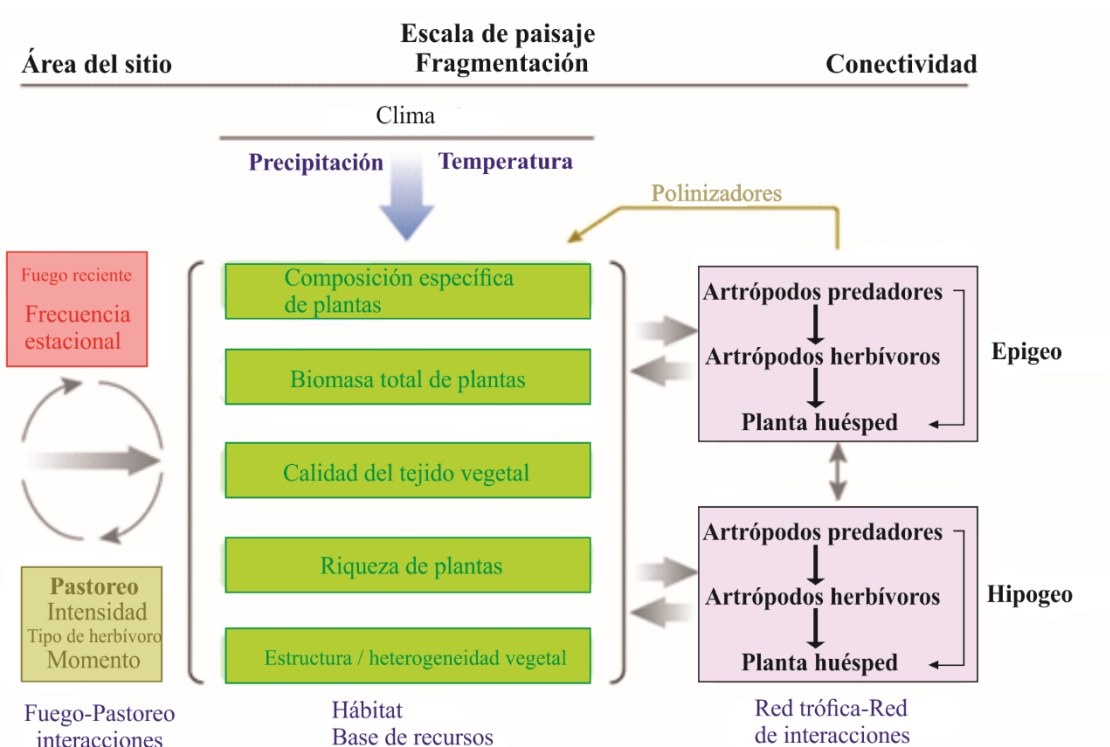
La temperatura es un factor crítico para la regulación de la abundancia y distribución de organismos (DeVries *et al.* 2016). La hipótesis de limitación térmica enuncia que la temperatura afecta el desarrollo, comportamiento y crecimiento y a su vez, éstos regulan la abundancia de las especies en los ensambles. Si bien esta afirmación fue testeada por varios autores en diferentes grupos, resultados opuestos y disyuntos fueron obtenidos al variar el área de estudio, así como la escala y el taxón (Hickling *et al.* 2006; Musolin 2007). Es por esto que, ante un gradiente de temperatura, se esperaría encontrar un posible cambio en la estructura de la comunidad, y la extinción de algunas especies, por lo tanto, también influye sobre el ensamble (Thomas *et al.* 2004; Andrew y Hughes 2005a). Por ejemplo, fueron reportados incrementos en la abundancia de varios pentatómidos, míridos y alídidos (Heteroptera) transformándose en serios problemas para la agricultura (Musolin 2007). Esta hipótesis presenta dos componentes que pueden explicar el fenómeno, el mínimo crítico térmico y el máximo crítico térmico (Kaspari *et al.* 2015). Estos puntos críticos son definidos como "El punto térmico al

que la actividad locomotora se desorganiza y el animal pierde su capacidad para escapar de condiciones que conduzcan rápidamente a su muerte" (DeVries *et al.* 2016). Si bien estos puntos críticos otorgan al estudio un enfoque, o más bien, una escala pequeña, ya que se debe testear respuestas fisiológicas o de comportamiento a nivel de organismo, pero esta idea combinada con variables climáticas puede explicar la distribución y composición de una comunidad (Kaspari *et al.* 2015).

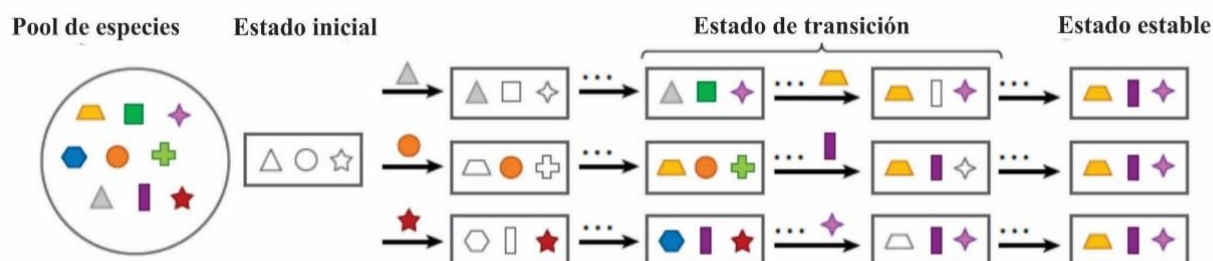
## **Contingencia histórica**

Las diferentes teorías de ensamble de una comunidad sugieren que el éxito de la restauración ecológica también puede requerir una cuidadosa consideración en el orden y el momento en el que las especies se unen para formar una comunidad (Stier *et al.* 2016), definiendo así la contingencia histórica de una comunidad como el orden y la cronología de diferentes eventos que sucedieron sobre el ensamble de una comunidad (Fukami 2015). La historia de un ensamble específico puede influir no sólo en su estructura, tales como la riqueza de especies y la composición, sino también en las propiedades funcionales de los ecosistemas, como la productividad, descomposición, ciclo de nutrientes y el flujo de energía (Fukami 2015). Los eventos que pueden determinar el curso de una comunidad respecto a su ensamble y estructura, es decir que causan la contingencia histórica, pueden ser de dos tipos: abióticos y bióticos. Un evento abiótico son los incendios forestales o una zona inundada por el crecimiento de un río. Un ejemplo clásico biótico es el orden en el que llegan las especies, ya que especies que llegan temprano agotan los recursos locales e inhiben la colonización por especies, requerimientos similares de recursos, que llegan posteriormente (Vannette y Fukami 2014). Por lo tanto, a partir de un “pool” de especies inicial, la comunidad puede pasar por varios estados transitorios para luego llegar a un estado estable (Figura I. 2).

Diferentes estudios biogeográficos han distinguido regiones en base a la singularidad de sus faunas y floras. El hecho que las regiones biogeográficas puedan ser identificadas sobre la base de las afinidades taxonómicas de la biota, indica que existen importantes barreras interregionales a la dispersión y esa región debe contener una señal histórica significativa.



**Figura I. 1.** Interacciones que estructuran una comunidad de artrópodos en un pastizal. Extraído de Joern y Laws (2013).



**Figura I. 2.** Estados transitorios de una comunidad luego de un disturbio. Extraído de Fukami (2015).

## Aspectos generales de las taxa indicadoras “Heteroptera terrestres”

El orden Hemiptera, suborden Heteroptera, se divide en siete infraordenes Enicocephalomorpha (terrestres), Dipsocoromorpha (terrestres), Gerromorpha (semiacuáticos), Nepomorpha (acuáticos), Leptopodomorpha (terrestres, pero fuertemente vinculados al agua de humedales de áreas abiertas),

Cimicomorpha (terrestres) y Pentatomomorpha (terrestres) (Panizzi y Grazzia 2015). Los infraordenes mas diversos son Cimicomorpha con cerca de 20.000 especies en 16 familias (Schuh y Slater 1995) y Pentatomomorpha con 16.211 especies descritas y 40 familias (Henry 2009). Morfológicamente los Heteroptera (Fig. I. 3) se caracterizan por presentar piezas bucales picadoras-suctoras, ojos compuestos y ocelos, la estructura del ala anterior se encuentra esclerotizada en la porción basal y el resto es membranosa, este tipo de ala se denomina hemiélitro (Borror *et al.* 1989; Dolling 1991). La cabeza oscila de elongada a apenas más larga que los ojos compuestos, como en muchos Miridae (Figura I. 3). Los ojos compuestos son generalmente bien desarrollados, y en muchos grupos como el Nepomorpha y Leptopodomorpha son grandes en comparación con el tamaño total de la cabeza (Schuh y Slater 1995). El protórax es el segmento torácico más visible dorsalmente dividido en lóbulo anterior y posterior por un surco transversal, el mesotorax dorsalmente está constituido por el mesoescutelo y escutelo (Schuh y Slater 1995). La estructura de su ala anterior, se encuentra esclerotizada en la porción basal, el resto es membranoso, este tipo de ala se denomina hemiélitro (Borror *et al.* 1989; Dolling 1991). La porción esclerotizada está dividida en *corium* y *clavus*, separados por una sutura claval; una familia dentro de este suborden, los Miridae, se caracteriza por poseer una sutura localizada en la parte apical del *corium*, llamada *cuneus* (Henry 2009). Los segmentos del abdomen 8 y 9 en las hembras, y el segmento 9 en los machos se incorporan en la genitalia. El segmento 10 contiene el proctiger, que contiene el ano y que también alberga los vestigios del segmento 11 (Schuh y Slater 1995). Los individuos de este suborden poseen importancia ecológica, debido a su función como depredadores y herbívoros, llevando a cabo una interacción con plantas y otros insectos (Mitchell 2000). Los Heteroptera son paurometábolos y las ninfas de Heteroptera se asemejan a los adultos y viven en ambientes similares. Existen habitualmente cinco estadios, aunque ocurren algunas variaciones, como por ejemplo la aparición consistente de cuatro estadios en *Mesovelia furcata* Mulsant y Rey, pero sin ningún patrón sistemático aparente. Especialmente en los Pentatomomorpha, los primeros estadios ninfales pueden ser rojos y negros, mientras que en la mayoría de los otros grupos generalmente coloración es similar a los adultos (Schuh y Slater 1995). En cuanto a la importancia económica, muchas chinches provocan pérdidas de cultivos y flores ornamentales, constituyéndose como plagas; o como vectores de enfermedades como las especies de Heteroptera hematófagos, los triatominos, capaces de transmitir la enfermedad del Mal de Chagas (Borror y Withe 1970; Mitchell 2000; Zabala 2009; Hernández y Henry 2010).

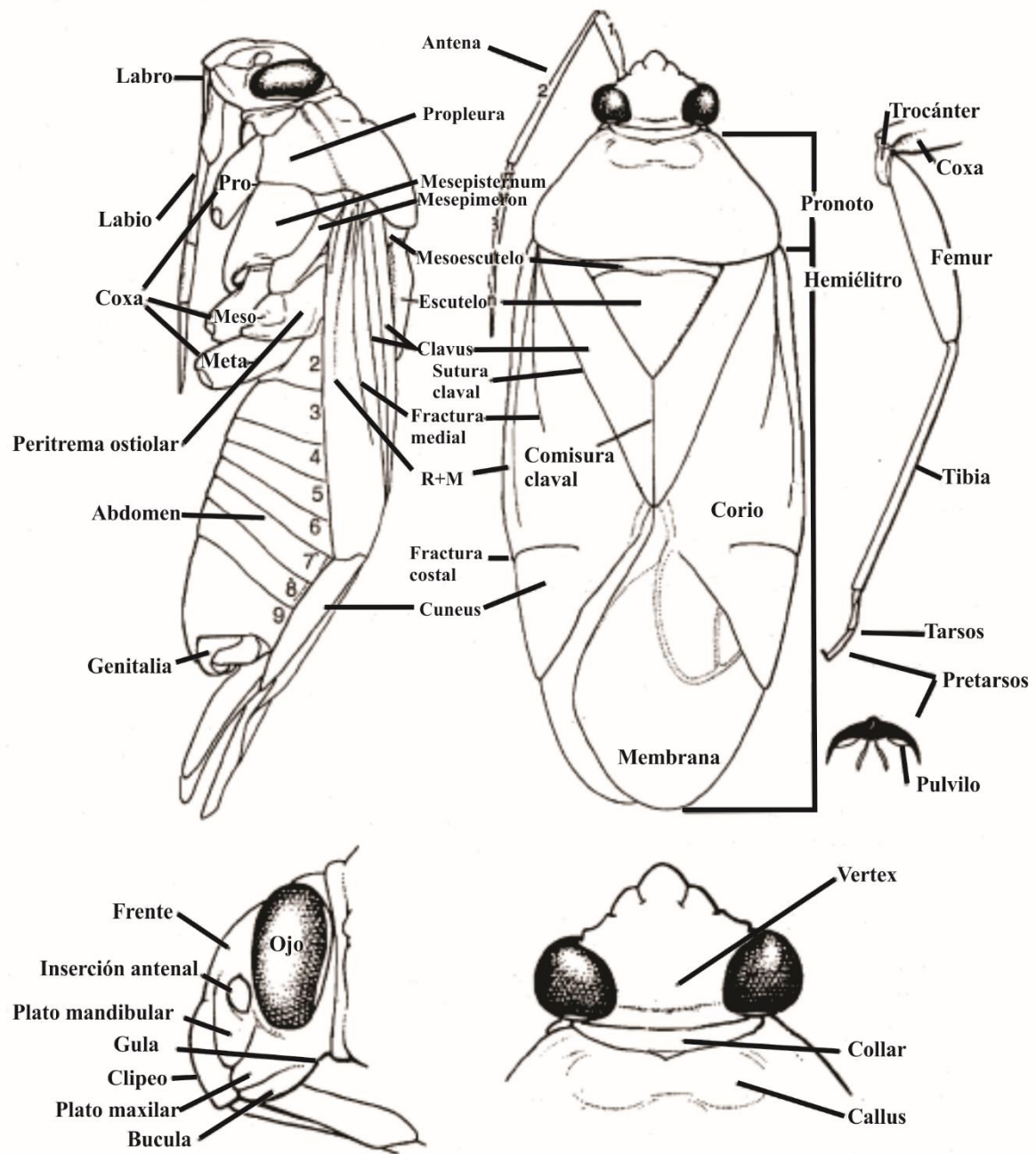


Figura I. 3. Morfología general de Heteroptera, *Lygus* sp. (Miridae). Extraído de Schuh y Slater (1995).

## Importancia del presente estudio

Las chinches (Heteroptera) son consideradas buenos indicadores de la biodiversidad de invertebrados. Esto es debido a que incluyen especies fitófagas y depredadores (Duelli y Obrist 1998), las larvas y los adultos viven en el mismo hábitat y responden fuertemente a los cambios ambientales (Morris y Lakhani 1979; Cava *et al.* 2012). La biodiversidad en Patagonia se está perdiendo debido al desplazamiento de especies nativas por solapamiento trófico con especies invasoras (Navaro *et al.* 2000). Otro importante factor que afecta la biodiversidad en Patagonia es la pérdida de bosques nativos por el mal uso del fuego (Bizama *et al.* 2001). El conocimiento referido a Heteroptera en la Patagonia Argentina es relativamente pobre, si bien hay artículos en los cuales se dan nuevos registros o incluyen descripciones de nuevas especies (e.i. Carpintero y Dellapé 2006; Dellapé y Cheli 2007; Carpintero y Montemayor 2008; Di Iorio *et al.* 2010; Diez y Coscarón 2015; Melo Montemayor 2015), sólo un trabajo detalla la composición de especies, estructura de ensambles y estructura trófica de Heteroptera en Patagonia, de una comunidad de Península Valdés, Chubut, Argentina (Cheli *et al.* 2010).

Las investigaciones para entender los factores que afectan y rigen la composición de las comunidades han sido llevadas a cabo en base a mamíferos, aves y otros grupos taxonómicos. También, sobre insectos tales como hormigas (Fergnani *et al.* 2012; Werenkraut *et al.* 2015) y coleópteros, pero nunca a nivel de Heteroptera. Ruggiero *et al.* (2009) estudiaron los efectos del ambiente sobre la abundancia de coleópteros en la transición de Bosques Subantárticos y Estepa Patagónica. Por otra parte, Werenkraut y Ruggiero (2013) centraron sus estudios como el ambiente afecta los ensambles de coleópteros, pero ante un gradiente altitudinal, el cual presentaba diferente vegetación y precipitaciones. Además, es importante mencionar que Patagonia presenta graves problemas de desertificación y erosión, la aridez, los vientos persistentes y fuertes, baja cobertura vegetal y escasa cohesión material del suelo, los cuales son factores que aumentan la fragilidad del sistema (Soriano y Movia 1986). Es por esto que el presente estudio es de crucial importancia para dar los primeros pasos en investigaciones dirigidas a la comprensión de los Heteroptera y su entorno en Patagonia, antes de que se pierda la biodiversidad de la misma. En este trabajo se postularon las siguientes hipótesis:

## **Hipótesis**

### **Hipótesis sobre ensamble de Heteroptera y el ambiente**

En el presente estudio se hipotetizará qué factor es el más importante o el que explica más la variabilidad de la composición específica en el norte de la Patagonia Argentina a través de una amplia superficie geográfica. Entonces se percibe un cambio en los valores del NDVI, debido al cambio de la vegetación correspondiente con las provincias fitogeográficas a medida que van aumentando las longitudes, es decir de este a oeste. Además, la temperatura también varía a medida que van aumentando las latitudes, es decir de norte a sur. Esto puede variar dependiendo de los diferentes accidentes geográficos.

Un punto importante que se debe aclarar antes de proseguir con el desarrollo del estudio es que la variabilidad en la composición específica está dada en una dimensión espacial y no temporal.

**Hipótesis de contingencia histórica:** postula que la historia evolutiva de un área geográfica influye sobre la composición específica. Entonces, los ensambles de Heteroptera terrestres son significativamente diferentes entre las provincias fitogeográficas de Estepa Patagónica, Monte y Subantártica. Por lo tanto, los ensambles de Heteroptera terrestres son similares en los sitios pertenecientes a la misma provincia fitogeográfica.

La contingencia histórica (representada por las provincias fitogeográficas) afecta en mayor medida a la composición específica de Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia Argentina.

**Hipótesis de productividad:** postula que áreas con mayor productividad primaria favorece un aumento en la riqueza y abundancia de las especies (Kaspari *et al.* 2000). Por ello, también afecta la composición específica de Heteroptera terrestres. La productividad primaria es muy difícil de medir directamente es por esto que en el presente trabajo utilizaremos el índice de NDVI para estimarla.

La productividad primaria (representada por el NDVI) afecta en mayor medida a la composición específica de Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia Argentina.

**Hipótesis de limitación térmica:** propone que la temperatura influye sobre el desarrollo, el crecimiento y el comportamiento del insecto, lo cual regula la abundancia y riqueza de los conjuntos



de especies (Kaspari *et al.* 2000; Kaspari *et al.* 2015). Por ello, también afecta la composición específica de Heteroptera terrestres.

La temperatura afecta en mayor medida que el resto de las variables a la composición específica de Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia Argentina.

Por lo tanto, es posible que ambas variables, tanto la temperatura como NDVI, sean importantes como componentes que expliquen las diferencias estructurales en las comunidades de las diferentes provincias fitogeográficas estudiadas. Mediante el presente estudio se podrá comprobar cuál de las variables asociadas a las hipótesis planteadas (limitación térmica o producción primaria neta) es la más importante en lo que respecta a la composición específica de Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia, Argentina.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Estudiar la biodiversidad de chinches (Hemiptera, Heteroptera) terrestres en la región norte de la Patagonia, Argentina.

### **Objetivos específicos**

- 1) Confeccionar un inventario biológico pormenorizado del suborden Heteroptera terrestres en el norte de la Patagonia Argentina mediante la recolección de adultos y estadios ninfales.
- 2) Analizar la estructura de la comunidad de chinches (Heteroptera) terrestres en las provincias fitogeográficas de Monte, Estepa Patagónica y Subantártica, presentes en el norte de la Patagonia Argentina, mediante la abundancia, riqueza de especies y composición de ensamble de chinches terrestres sobre la vegetación.
- 3) Identificar sitios de muestreos con ensambles de especies de Heteroptera terrestres similares con el fin de comprobar asociación predicha por la hipótesis de contingencia histórica.

4) Examinar la variación de la composición específica de chinches (Heteroptera) terrestres a lo largo de las tres provincias fitogeográficas, presentes en el norte de la Patagonia Argentina, con el fin de comprobar asociaciones predichas por las hipótesis de limitación térmica y productividad primaria neta.

# **Capítulo II:**

## **Materiales y métodos**

En este capítulo se describen las consideraciones metodológicas generales, incluyendo la descripción del área de estudio, el trabajo de campo y de laboratorio realizado, como así también el análisis de datos.

## Área de estudio

La Patagonia Argentina, se extiende desde el Río Colorado (extremo norte) hasta el extremo sur del país, aproximadamente entre las latitudes 38-55°S, e incluye la cordillera de Los Andes, mesetas y planicies, además de serranías comprendidas entre Los Andes y el Océano Atlántico (Volkheimer 1983). El área de estudio está situada al norte de la Patagonia Argentina, entre las latitudes 38°57'S-43°53'S y longitudes 64°6'O-71°42'O, comprendiendo las provincias políticas de Chubut, Neuquén y Río Negro, Argentina. En esta área se encuentran representadas tres provincias fitogeográficas: del Monte, Estepa Patagónica y Subantártica, siguiendo la tradicional regionalización propuesta por Cabrera y Willink (1980) (Figura II. 1). Las áreas mencionadas anteriormente, en términos generales, presentan una similitud en cuanto a las grandes áreas propuestas por diferentes autores (Udvardy 1975; Rivas-Martínez y Navarro 1994; Dinerstein *et al.* 1995; Morrone 2000; Morrone 2014). Sin embargo, éstas presentan diferencias en el trazado de los límites, así como las jerarquías que se les otorgan a cada una (e.g. Región, subregión, Provincia, distrito, entre otras jerarquías) (Morrone 2014). En la actualidad, Morrone (1999, 2000, 2015) propone una regionalización de la Región Andina (en la cual se encuentra situada la Patagonia Argentina) basada en el consenso de varios autores. En esta propuesta la provincia Subantártica es categorizada como subregión y los distritos propuestos por Cabrera y Willink (1980) fueron considerados como provincias. En el presente trabajo se seguirá la regionalización propuesta por Cabrera y Willink (1980) ya que tener en cuenta los distritos como provincias influirá en el número de réplicas (muestreos por provincia fitogeográfica).

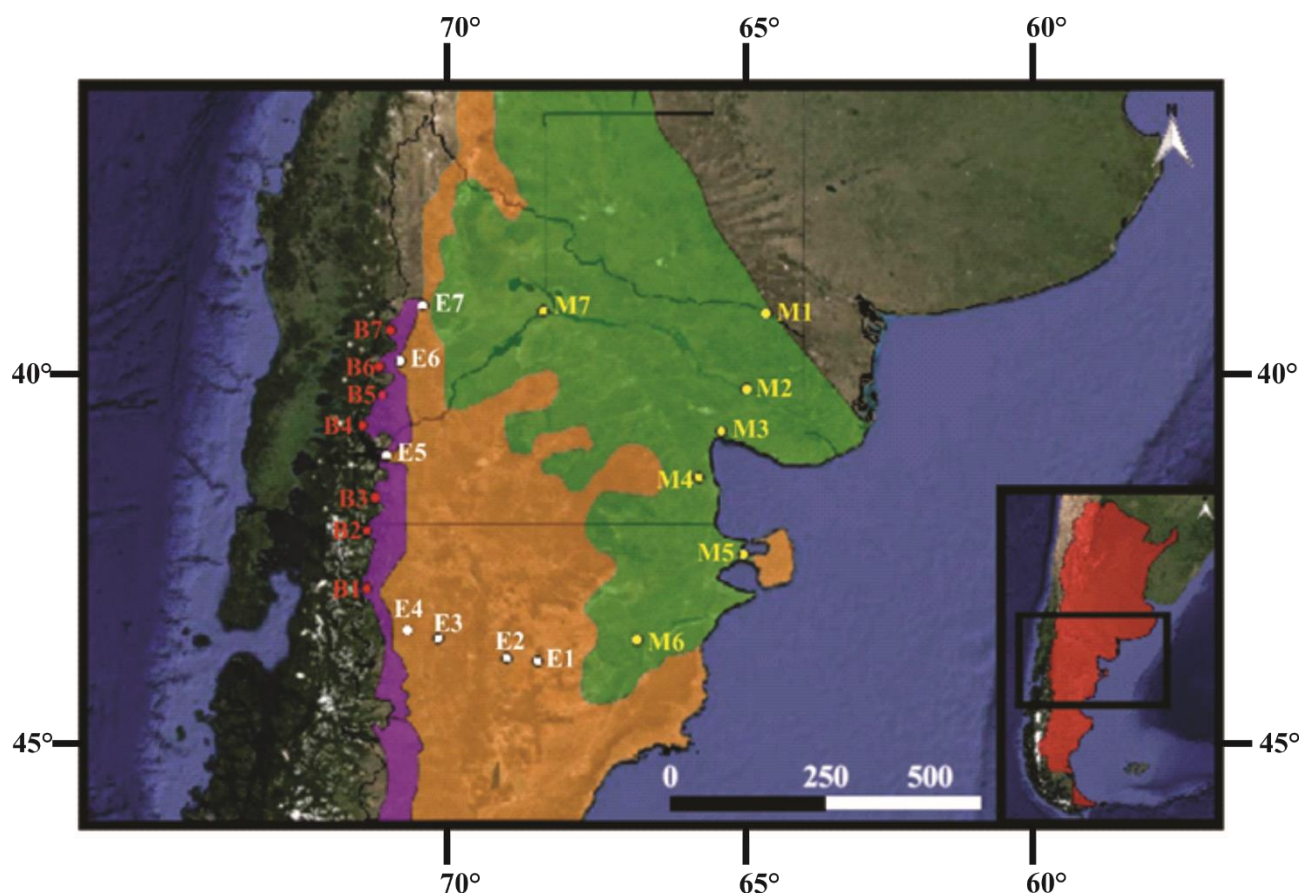
**Provincia del Monte** (de ahora en adelante denotada como “Monte”): se extiende desde el paralelo 27° al 44° aproximadamente, desde la provincia de Salta hasta la provincia de Chubut, Argentina (Cabrera y Willink 1980). El clima del Monte es semiárido a árido, con una precipitación media anual entre 200-350 mm. En su extensión solo hay bosques en ambientes azonales: galerías de ríos o valles con napas freáticas poco profundas (Morello 1958). El estrato arbustivo alcanza los dos metros de altura y es dominado por *Larrea divaricata* Cav. o *Larrea cuneifolia* Cav., acompañada por *Larrea nítida* Cav., *Monttea aphylla* (Miers) Benth y Hook (Figura II. 2). También se compone de *Senna aphylla* (Cav.) H.S. Irwin y Barneby, *Cercidium praecox* (Ruiz y Pav. ex Hook.) Harms, *Condalia microphylla* Cav., *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl, *Lycium* L. spp., *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook. y Arn.) Griseb y *Cercidium praecox* (Ruiz y Pav. ex Hook.) Harms. El estrato herbáceo es dominado por *Trichloris crinita* (Lag.) Parodi, *Pappophorum caespitosum* R.E. Fr., *Aristida mendocina* Phil y algunas suculentas y anuales. También se encuentran arbustos halófitos como *Suaeda divaricata* Moq, *Atriplex* L. spp y *Alleronfea vaginata* (Griseb.) Kuntze (Morello 1958;

Cabrera 1976; Cabrera y Willink 1980; Roig *et al.* 2009). Esta provincia presenta especies de plantas endémicas tales como: *Ephedra boelckeii* F.A. Roig (Gnetophyta: Ephedraceae) y *Chuquiraga rosulata* Gaspar (Magnoliophyta: Asteraceae) (Morrone 2014).

**Provincia Estepa Patagónica** (de ahora en adelante denotada como “Estepa”): se extiende desde los paralelos 38° hasta 53° aproximadamente. El clima es seco y templado frío, con fuertes vientos desde el oeste, nevadas durante el invierno y heladas durante casi todo el año. La temperatura media varía desde 13.5 °C a 5°C y la precipitación oscila desde 100 mm a 270 mm (Cabrera y Willink 1980). Sin embargo, en la porción central de la Estepa Patagónica la precipitación media anual oscila entre 125 mm al oeste y aumenta a 500 mm anuales en el límite este de la provincia, con lluvias concentradas en los meses de invierno (Barros *et al.* 1979). Esta provincia está caracterizada por especies de arbustos achaparrados y matas en cojín. Entre las especies de hábito en matorrales se encuentran: *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers, *Nassauvia glomerulosa* (Lag. ex Lindl.) D. Don, *Junellia tridens* (Lag.) Moldenke y *Lepidophyllum cupressiforme* (Lam.) Cass. También se localizan estepas herbáceas de *Stipa speciosa* Trin. y Rupr (Figura II. 2), *Poa ligularis* Nees ex Steud y *Festuca gracillima* Hook. f., *Festuca pallescens* (St.-Yves) Parod (Cabrera y Willink 1980; Reuter y Bertolami 2010). Las especies de plantas endémicas que caracterizan el área son: *Chuquiraga aurea* Skottsbo, *Leucheria floribunda* DC, *L. gilliesii* Hook. y Arn, *L. rosea* Poepp. ex Less, *L. runcinata* D. Don, *L. scrobiculata* D. Don, *Nassauvia ruizii* Cabrera y *N. uniflora* (D. Don) Hauman (Magnoliophyta: Asteraceae) y *Anarthrophyllum desideratum* (DC.) Benth (Fabaceae) (Morrone 2015).

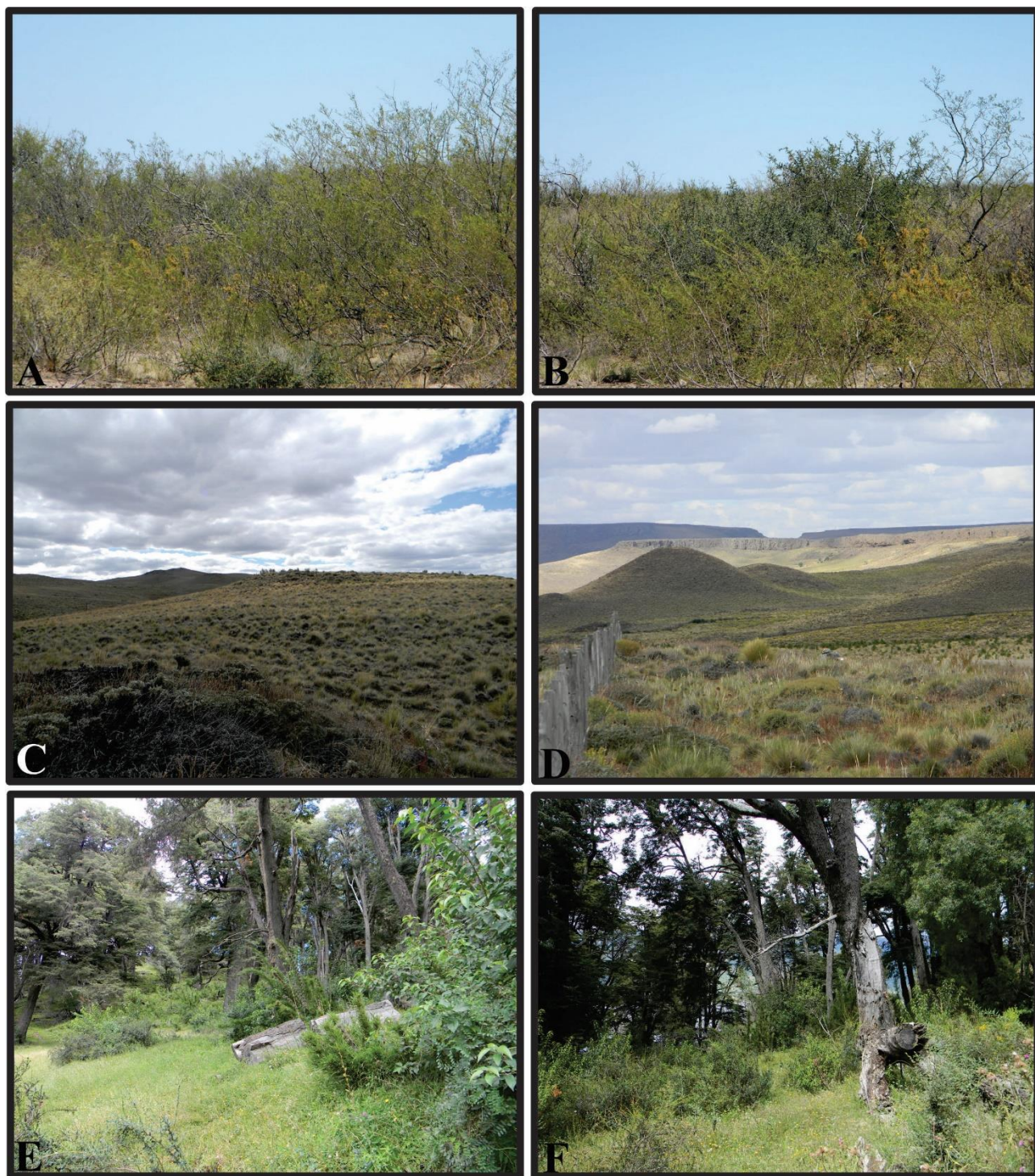
**Provincia Subantártica** (de ahora en adelante denotada como “Bosques”): comprende los Andes australes, entre las latitudes 37° y 55° S (Cabo de Hornos) con un clima templado a frío y húmedo (Cabrera y Willink 1980). A diferencia de la regionalización por Morrone (1999) (subregión Subantártica) las Islas Malvinas, Islas Georgias del Sur e Islas Juan Fernández no forman parte de la provincia. Hacia el este de esta provincia (área Subantártica comprendida dentro del territorio Argentino) las precipitaciones varían de 700 a 800 mm anuales (Cabrera y Willink 1980). Entre las latitudes 34° y 37° S la vegetación se encuentra caracterizada por bosques de *Nothofagus* (Figura II. 2), tales como *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Nothofagus Alessandri* Espinosa. Además, abundan *Eucryphia cordifolia* Cav., *Persea lingue* (Ruiz y Pav.) Nees, *Laurelia sempervirens* (Ruiz y Pav.) Tul., *Peumus boldus* Molina, *Cryptocaria alba* (Molina) Looser, *Gevuina avellana* Molina, *Aextoxicum punctatum* Ruiz y Pav. y *Podocarpus nubigena* Lindl. entre otras especies. También en el sotobosque son comunes las bambúseas del género *Chusquea* Kunth. Entre las latitudes 37°30' y 40°10' S se caracteriza por la vegetación de bosques de *Araucaria*

*araucana* (Molina) K. Koch asociados a *Nothofagus pumilo* (Poepp. y Endl.) Krasser. Los endemismos presentes en dicha provincia son: *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Coniferophyta: Araucariaceae); *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.Serm. y Bizzarri y *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst. (Cupressaceae); *Podocarpus nubigenus* Lindl. y *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Podocarpaceae); *Chaetanthera brachylepis*, *C. elegans* Phil. var. *elegans*, *C. linearis* Poepp. ex Less., y *Triptilion achilleae* DC. (Magnoliophyta: Asteraceae); *Crinodendron hookerianum* Gay (Elaeocarpaceae); *Misodendrum angulatum* Phil, *M. brachystachyum* DC., *M. gayanum* Tiegh. (Misodendraceae); *Epilobium obscurum* Schreb (Onagraceae) (Morrone 2015).



**Figura II. 1.** Detalle del área de estudio. Área verde: provincia fitogeográfica del Monte. Área naranja: provincia fitogeográfica Estepa Patagónica. Área violeta: provincia fitogeográfica Subantártica. Letras (M1-M7) y círculos amarillos: sitios de muestreo en el Monte. Letras (E1-E7) y círculos blancos: sitios de muestreo en la Estepa. Letras (B1-B7) y círculos rojos: sitios de muestreo en Subantártica. Mapa de las provincias fitogeográficas tomado de Cabrera y Willink (1980).





**Figura II. 2.** Vegetación característica de cada provincia fitogeográfica. **A y B** Monte. **C y D** Estepa. **E y F** Bosque.



## **Actividad de campo**

### **Colecta, técnicas de captura y georreferenciación**

Se seleccionaron siete sitios por provincia fitogeográfica, es decir, 21 sitios en total y los 21 sitios fueron muestreados en 2013 y nuevamente en 2014 (Tabla II.1). En cada sitio se implementaron diferentes técnicas de recolección de insectos con el fin de poder capturar especies con hábitats, nicho-hábitats, nichos tróficos y hábitos de comportamiento particulares que exigen variadas técnicas de captura (Schuh y Slater 1995; Marrero *et al.* 2008).

Dos técnicas fueron empleadas de manera sistemática en las diferentes provincias fitogeográficas y con el mismo esfuerzo. En cada sitio de muestreo se tomaron 10 muestras con cada uno de los siguientes elementos:

1) Redeo (Sweeping), con redes de 40 cm de diámetro, sobre vegetación baja, durante 1 y 1/2 minutos constituyendo una muestra. Ésta técnica permite colectar insectos con solo pasarlo sobre la vegetación.

2) Muestreo por succión (sampling suction), se aspiró con garden vacuum marca Sthil Modelo BG 50 sobre la vegetación extrayendo los insectos. El tubo aspirador del G-Vac posee un tubo de 1,10 m de longitud y 12 cm de diámetro, dividido en el medio por una malla delgada para recolectar artrópodos, y cada muestra fue la succión de la vegetación en un área de 25 metros cuadrados.

Adicionalmente, las siguientes técnicas fueron utilizadas para colectar ejemplares con el fin de incrementar el número de especies colectadas, pero sin un esfuerzo estandarizado:

1) Golpeteo (Beating) permite colectar insectos que se encuentran sobre los arbustos, se coloca una tela gruesa debajo del mismo y se colectan los insectos que caen sobre ella. Se empleó sobre la vegetación alta, con un palo sobre una red de 90 cm de diámetro, durante 1 y 1/2 minutos.

2) Trampa de luz de vapor de mercurio, esta lámpara permite atraer a los insectos crepusculares y nocturnos que vuelan y poseen fototropismo positivo.

3) Búsquedas y colecta directa. Se buscaron chinches en troncos, rocas, corteza y troncos podridos, entre la hojarasca, agujeros, sobre hongos y telas de araña.

Estas tres técnicas no pudieron estandarizarse ya que en algunos de los sitios de muestreo no se pudieron aplicar, por ejemplo, la búsqueda manual fue imposible de realizar en sitios debido a la falta

de luz solar, ya que cuando se arribó fue en horas cercanas al crepúsculo. La técnica de trampa de luz no fue aplicada en todos los sitios de muestreo, ya que solamente se utiliza en el crepúsculo y parte de la noche y la mayoría de sitios fueron muestreados en horas con luz solar, una vez implementadas las técnicas posibles de aplicar se trasladó el equipo completo (técnicos y equipamiento) al siguiente sitio. También, en varios sitios de la estepa Patagónica fue imposible aplicar la técnica golpeteo, ya que se encontraban solamente especies de plantas herbáceas de no más de 30 cm. de altura. Es por esto que fueron utilizadas las técnicas garden vacuum (muestreo por succión) y red de arrastre para realizar las respectivas comparaciones entre la biodiversidad de especies.

Todas las técnicas fueron ejecutadas entre las 10:00 hs y las 19:00 hs. A excepción de la trampa de luz que fue aplicada entre las 21:00 hs y las 24:00 hs. Los ejemplares colectados con las diferentes técnicas fueron colocados en bolsas de polietileno con etanol al 75%. Dentro de cada bolsa se colocaron rótulos con lugar de origen, coordenadas y técnica de recolección. Todas las coordenadas fueron tomadas con Garmin Legend H Etrex Handheld GPS Navigator y una precisión de 3 a 15 metros.

## **Actividad de laboratorio**

### **Montado del material e identificación específica**

Todas las bolsas de polietileno fueron revisadas individualmente con el fin de detectar ejemplares pertenecientes al suborden Heteroptera. El contenido de estas bolsas fue vaciado en recipientes de fondo blanco, ya que éste permite tener mejor contraste, y optimizar la visualización de estos insectos. Luego, se agregó agua a la muestra y con un pincel N° 4 fueron separados cada uno de los ejemplares detectados. Estos fueron trasvasados a Eppendorf de 1,5 ml. de volumen, siempre manteniendo todos los datos de origen. Una vez terminada la separación de los ejemplares de Heteroptera de cada una de las bolsas de polietileno, se procedió al montado del material. Para ello se utilizaron alfileres entomológicos N° 3 o N° 4.

Las ninfas que no pudieron ser asociadas a los adultos fueron removidas “a priori” de la matriz de datos, ya que su identificación a nivel específico no fue posible utilizando morfología externa.

Los adultos fueron separados por familia mediante las claves provistas por Rengifo-Correa y González (2010) y Schuh y Slater (1995). Para la determinación del material a nivel específico se consultó la siguiente bibliografía: Acanthosomatidae (Kumar 1974; Carvajal y Faúndez 2014);

Pentatomidae (Rolston y McDonald 1979; Rider y Chapin 1991; Rider 1994; Zerbino *et al.* 2014); Coreidae (Allen 1969; O'Shea 1980; Pall y Coscarón 2013; Brailovsky 2014); Lygaeidae (Scudder 1962; Ashlock 1967; Brailovsky 1982; Slater 1992; Peredo y Brailovsky 2010; Dellapé 2014); Nabidae (Harris 1939; Cornelis y Coscarón 2013; Faúndez y Carvajal 2014); Rhopalidae (Chopra 1967; Göllner-Scheiding 1976; Göllner-Scheiding 1978; Göllner-Scheiding 1980); Geocoridae (Malipatil 1994); Reduviidae (Maldonado y Brailovsky 1985; Weirauch *et al.* 2014); Anthocoridae (Herring 1966; Carayon 1972).

## **Variables ambientales**

### **Cobertura vegetal horizontal**

La cobertura horizontal se cuantificó delimitando 3 cuadrantes de 0,5 x 0,5 m ubicados al azar dentro de cada sitio de muestreo y se tomó una fotografía perpendicular a la superficie del suelo. Luego las fotos fueron procesadas utilizando GIMP, programa de edición de fotos. Con dicho programa se seleccionaron los píxeles que componían las imágenes de vegetales y luego el total de píxeles de la imagen con el fin de calcular el porcentaje de vegetales dentro de una foto (Mostacedo y Fredericksen 2000).

### **Cálculo de NDVI**

Para el cálculo del NDVI se descargaron imágenes satelitales multibandas de la web <https://earthexplorer.usgs.gov> Cuando las imágenes no estuvieron disponibles fue solicitado el procesamiento de los datos a la misma web. Las imágenes fueron seleccionadas mediante las siguientes características:

- 1) Según Path y Row (órbita y punto) del área muestreada (Figura II. 3) (Tabla II. 2).
- 2) Imágenes que no poseen más del 20 % de cobertura de nubes.
- 3) Imágenes que correspondan al año y mes en el cual fueron realizados los muestreos en el sitio a calcular el NDVI.

#### 4) Imágenes del sensor Landsat 7.

Una vez descargadas las imágenes que reunían las características anteriormente mencionadas se comenzó a procesar con el fin de realizar correcciones y llenado de información faltante en algunos píxeles. Los pasos que se siguieron para dichas modificaciones fueron:

1) Calibración radiométrica: Para la conversión de valores digitales a valores de radiancia en cada una de las imágenes satelitales se utilizó la calibración radiométrica automática del programa ENVI. Ya que los valores de radiancia tomados por el sensor del satélite no son los mismos que los que emite la superficie terrestre, es por esto que debe ser calibrado.

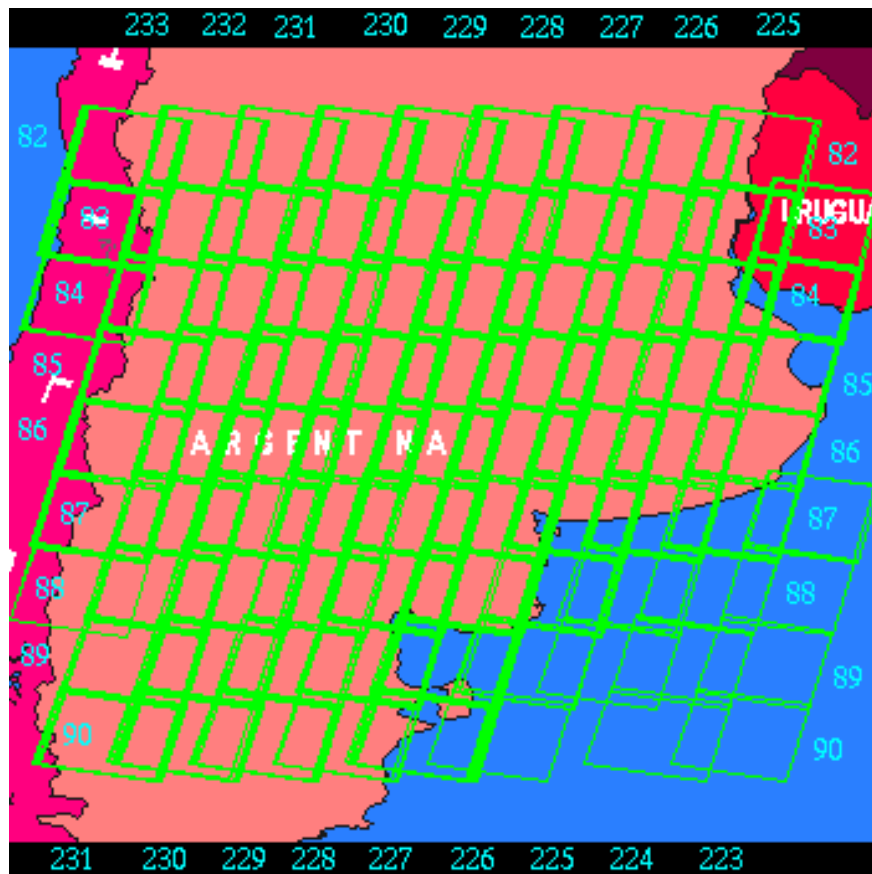
2) Corrección atmosférica: Para la corrección atmosférica se utilizó el plugin Flaash atmoferic calibration en ENVI (Perkins *et al.* 2005).

3) Rellenado de imágenes satelitales: Las imágenes satelitales Landsat 7 generalmente presentan una serie de líneas negras en las cuales los píxeles no presentan ningún valor, es decir valor cero (<http://landsat.usgs.gov/>). Aunque las escenas tienen sólo el 78% de sus píxeles con datos, estos datos siguen siendo algunos de los más precisos geométrica y radiométricamente de todos los datos de los satélites civiles en el mundo ([http://landsat.usgs.gov](http://landsat.usgs.gov/)). Mediante el plugin Landsat Gapfill para ENVI, se pueden dar valores a los píxeles que carecen de estos proporcionándole un valor del píxel más cercano.

4) Luego se seleccionaron las bandas Rojo (banda 3 del satélite Landsat 7) y la banda Infrarrojo cercano (banda 4 del satélite Landsat 7).

5) Por último se realizaron los cálculos del Índice de Vegetación Normalizado (NDVI por sus siglas en inglés). Este índice es utilizado para estimar la cantidad, calidad y desarrollo de la vegetación basado en los valores de las bandas del espectro electromagnético que la vegetación emite o refleja.

La fórmula para calcularlo es la siguiente  $NDVI = (IRC - Rojo) / (IRC + Rojo)$ . Para el cálculo del mismo se utilizó la “Calculadora de Raster” del programa Quantum Gis 2.8.2 (Quantum GIS Development Team 2012) introduciendo la fórmula anteriormente descrita correspondiente al NDVI. Este procedimiento se lo calculó para cada uno de los sitios de muestreo.



**Figura II. 3.** Path y Row (órbita y punto) de imágenes satelitales disponible para la Argentina, en el área de estudio (Conae 2015).

**Tabla II.1.** Sitios de muestreos del presente estudio.

Sitios	Coordenadas	Prov. fitogeográfica	Prov. política	Observaciones
M1	38°58'49.2"S; 68°6'22.1"O	Monte	Río Negro	Orillas de Río Colorado
M2	40°4'38.1"S; 64°28'43.8"O	Monte	Río Negro	Próximo a General Conesa
M3	40°41'15.9"S; 64°57'6.1"O	Monte	Río Negro	Próximo a San Antonio Oeste
M4	41°20'35.5"S; 65°22'2"O	Monte	Río Negro	Próximo a Sierra Grande
M5	42°25'51.4"S; 64°32'48.7"O	Monte	Chubut	Próximo a R.P. Isla de los Pájaros
M6	43°36'31.1"S; 66°32'38.8"O	Monte	Chubut	Las Chapas
M7	38° 57' 29.4"S; 68° 18' 6.6"O	Monte	Neuquén	Próximo a Plottier
E1	43° 53' 4.9"S; 68° 24' 27.6"O	Estepa Patagónica	Chubut	Los Altares (orillas Río Chubut)
E2	43° 50' 38.3"S; 68°59'37.5"O	Estepa Patagónica	Chubut	Próximo a Pampa de Agnia
E3	43°34'37.26"S; 70°16'14.34"O	Estepa Patagónica	Chubut	A 50 Km. de Pampa de Agnia
E4	43°27'45.3"S; 70°51'23.2"O	Estepa Patagónica	Chubut	Orilla Río Tecka
E5	41°29.1"S; 71°16'7.6"O	Estepa Patagónica	Río Negro	Próximo a San Carlos de Bariloche
E6	39°41'9.9"S; 70°59'24.2"O	Estepa Patagónica	Neuquén	A 25 km. de Junin de Los Andes
E7	38°51'57.8"S; 70°33'42.7"O	Estepa Patagónica	Neuquén	Bajada de Rahe, Camino a Zapala
B1	42°53'18.42"S; 71°37'14"O	Subantártica	Chubut	P.N. Los Alerces
B2	42°5'44.5"S; 71°36'57.5"O	Subantártica	Chubut	P.N. Lago Puelo
B3	41°36'51.1"S; 71°28'1.9"O	Subantártica	Río Negro	Próximo a Bolson
B4	40°36'22.6"S; 71°42'29."O	Subantártica	Neuquén	Próximo a Villa La Angostura
B5	40°9'36.9"S; 71°20'53.4"O	Subantártica	Neuquén	San Martín de Los Andes
B6	39°45'20.4"S; 71°23'5.1"O	Subantártica	Neuquén	P.N. Lanín, Las Coloradas

P.N.= Parque Nacional. R.P.= Reserva Provincial.

**Tabla II. 2.** Lista de imágenes utilizadas para el cálculo del NVDI.

Path	Row
228	87
228	88
228	89
228	90
229	87
229	90
230	87
230	90
231	87
231	90
232	87
232	88
232	89
232	90

## Variables climáticas

Las variables climáticas fueron obtenidas de la página web: <http://www.worldclim.org/>. Los archivos con extensión “shp” (shape file) con una resolución de 30 arcsegundos ( $0,93 \times 0,93 = 0,86 \text{ km}^2$  en el ecuador) fueron analizados con el programa Quantum gis 2.8.2 mediante el plugin Point Sampling Tool (Quantum GIS Development Team 2012). Con las coordenadas de cada sitio se creó un shape file del cual se extrajeron todos los valores de las variables desde tabla de atributos. Las unidades de temperaturas se expresan en centígrado multiplicados por 10.

Las variables asociadas a la hipótesis de productividad primaria son:

- 1) NVDI
- 2) Cobertura vegetal

Las variables asociadas a la hipótesis de limitación térmica son:

- 1) bio1 = Temperatura media anual
- 2) bio2 = Rango de temperatura media diurna (media mensual (max temp - min temp))
- 3) bio3 = Isotermalidad: Índice de variabilidad de la temperatura (bio2/bio7) (\* 100)
- 4) bio4 = Estacionalidad de la temperatura (desvío estandar \*100) = desviación estándar de la temperatura media mensual \* 100, en cada estación.
- 5) bio5 = Temperatura máxima del mes más cálido
- 6) bio6 = Temperatura mínima del mes más frío
- 7) bio7 = Rango de la temperatura anual (bio5-bio6)
- 8) bio8 = Temperatura media del cuarto más húmedo
- 9) bio9 = Temperatura media del cuarto más seco
- 10) bio10 = Temperatura media del cuarto más cálido
- 11) bio11 = Temperatura media del cuarto más frío
- 12) tmean = Promedio de la temperatura media mensual
- 13) tmin = Temperatura media mínima mensual
- 14) tmax = Temperatura promedio máxima mensual



## **Análisis de datos**

### **Riqueza e inventario**

#### **Curvas de rarefacción**

Con el fin de comparar la riqueza entre los diferentes ambientes se realizaron curvas de rarefacción. Estas curvas representan la acumulación de especies en función de las muestras tomadas. Las mismas fueron construidas con el programa R (R Development Core Team 2005) paquete “Vegan” función “Rarecurve” (Oksanen *et al.* 2009) y para las curvas de acumulación de especies en función de individuos se usó la función “Speccacum” (Oksanen *et al.* 2009). Pese a que para que este tipo de gráficos logre una asíntota y se pueden detectar especies raras haría falta incrementar las muestras a números tan elevados que escapan los objetivos del presente trabajo, igualmente nos permite visualizar rápidamente el número de especies totales muestreada en un estudio y si los esfuerzos de colecta fueron suficientes (Buddle *et al.* 2005). Además, se calcularon las pendientes de las curvas de rarefacción para los tres ambientes en diferentes tamaños de muestras (muestra 100, muestra 120, muestra 200 y muestra 350) con el fin de observar la tendencia de las curvas hacia una asíntota. Esto fue realizado mediante el programa R (R Development Core Team, 2005) paquete “Vegan” función “Rareslope” (Oksanen *et al.* 2009).

### **Índices de riqueza específica no paramétricos**

Los estimadores utilizados para evaluar el comportamiento de la riqueza de especies en cada provincia fitogeográfica fueron ACE, ICE, Chao1, Chao2, Jackknife1, Jackknife2 y Michaelis-Menten (Tabla II. 3). Luego se seleccionaron los tres estimadores que se comportaron en forma semejante a la  $S_{obs}$  (riqueza observada) para determinar la completitud del inventario. También se obtuvieron los valores de singletons (especies representadas por un único ejemplar en la muestra) y dobletones (especies representadas solamente por dos ejemplares en la muestra) (Chao *et al.* 2009), ya que la presencia de altos porcentaje de singletons y dobletones son atribuidos a problemas de submuestreos (Coddington *et al.* 2009).

**Tabla II. 3.** Estimadores no paramétricos de riqueza de especies con sus argumentos calculados con Estimates 8.2.0.

Análisis	Argumentos o fórmulas
Estimadores no paramétricos de riqueza de especies basados en incidencia.	$\text{Chao2} = S + \frac{L^2}{2M}$ <p><b>L</b>= número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”); <b>M</b> = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras.</p>
	$\text{Jack2} = S + \frac{L(2m - 3)}{m} - \frac{M(m - 2)^2}{m(m - 1)}$ <p><b>L</b>= número de especies que ocurren solamente en una muestra; <b>m</b> = número de muestras.</p>
	$\text{Jack1} = S + L \frac{m - 1}{m}$ <p><b>L</b>= Número de especies que ocurren en una sola muestra.  <b>M</b>= Número de muestras.</p>
	<p><b>ICE</b>= Este estimador usa la proporción de todos los individuos en especies infrecuentes que no son únicos. El estimador de la cobertura de la muestra es: <math>1 - \frac{q_1}{n_{infr}}</math></p> $C_{ICE} = S_{freq} + \frac{S_{infr}}{C_{ICE}} + \frac{q_1}{C_{ICE}} \gamma_{ICE}^2$ <p>Donde <math>\gamma_{ICE}^2</math> es:</p> $\gamma_{ICE}^2 = \max \left[ \frac{S_{infr}}{C_{ICE}} \frac{m_{infr}}{(m_{infr} - 1)} \frac{\sum_{k=1}^{10} K(K - 1)q_k}{C_{ICE}} - 1.0 \right]$ <p><math>S_{infr} = \sum_{k=1}^{10} q_k</math> = el número de especies poco frecuentes en una muestra (cada una se encuentra en 10 o menos muestras).</p> <p><math>S_{freq} = \sum_{k=11}^{Sobs} q_k</math> = el número de especies frecuentes en una muestra (cada una encontrada en más de 10 muestras).</p> <p><math>n_{infr} = \sum_{k=1}^{10} Kq_k</math> = Es el número total de incidencias en las especies poco frecuentes.</p>

<p>Estimadores no paramétricos de riqueza de especies basados en abundancia</p>	$\text{Chao1} = S + \frac{a^2}{2b}$ <p>S= número de especies en una muestra; a= número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de singletones); b= número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de dobletones).</p>
	<p>ACE es un estimador de cobertura basado en abundancia de riqueza de, que usa la proporción de todos los individuos en especies raras que no son singletones.</p> $\text{ACE} = r_{\text{abun}} + \frac{r_{\text{rara}}}{\hat{C}_{\text{rara}}} + \frac{f_1}{\hat{C}_{\text{rara}}} \hat{\gamma}^2$ $\hat{\gamma}^2 = \max \left[ \frac{r_{\text{rara}} \sum_{k=1}^{10} K(K-1)f_k}{\hat{C}_{\text{rara}} (\sum_{k=1}^{10} Kf_k) (\sum_{k=1}^{10} Kf_k - 1)} - 1.0 \right]$ $\hat{C}_{\text{rara}} = 1 - \frac{f_1}{\sum_{k=1}^{10} Kf_k}$
	<p>Michaelis-Menten es un estimador calculado mediante muestreo aleatorio repetitivo y ajustándolo al modelo de asíntotas, siguiendo el método de Raaijmakers (1987).</p> $S_m = S_{\text{max}}(1 - e^{\lambda n})$ <p><b>k</b>= constante corregida; <b>n</b>= el número de muestras.</p>

## Estructura de la comunidad de Heteroptera terrestres

### Curvas de rango-abundancia

Se utilizaron curvas de rango abundancia observada para evaluar y comparar la abundancia de Heteroptera colectados en las tres provincias fitogeográficas. Se emplearon los modelos de rango-abundancia para describir la estructura de las comunidades. Para determinar el mejor modelo de rango abundancia fue utilizando el programa R (R Development Core Team, 2005), paquete “Vegan”, función “Radfit” (Oksanen *et al.* 2009). Para la selección del mejor modelo que caracterice a la comunidad, se utilizó el criterio de información de Akaike. Donde se calculó el  $\Delta_i$  de la siguiente forma:

$$\Delta_i = AIC_i - \min AIC$$

Donde  $\Delta_i$  es la diferencia entre el AIC del mejor ajuste y el AIC del modelo  $i$ .

AIC $_i$ : es el AIC para el modelo  $i$ .

Min AIC es el mínimo AIC valor para todos los modelos.

$$w_i = \frac{\exp(-0.5 * \Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-0.5 * \Delta_r)}$$

Siendo  $w_i$  conocido como peso de Akaike (de su sigla en inglés: *Akaike weights*) para el modelo  $i$  y el denominador es simplemente la sumatoria del likelihood relativo para todos los modelos candidatos (Mazerolle 2006). El rango-abundancia observado fue ajustado a cinco modelos de abundancia de especies: brokenstick, pre-emption, log-Normal, Zipf y Zipf-Mandelbrot (Oksanen *et al.* 2009).

Además, se representaron gráficamente las abundancias relativas y sus riquezas de especies de las familias pertenecientes a Heteroptera y de cada uno de los ambientes estudiados, para comparar los ensambles de artrópodos en dichos ambientes. La abundancia fue transformada al  $\log_{10}$ , con el fin de poder apreciar en la misma escala valores muy diferentes.

## Perfil de Biodiversidad

Para comparar la diversidad entre los tres ambientes estudiados se generaron los “perfiles de diversidad” usando la familia de índices de diversidad uniparamétrica de Rényi (Tóthmérész 1998) con el programa PAST ver. 3.11 (Hammer *et al.* 2001). PAST utiliza el exponencial del índice Renyi, el cual depende de un parámetro  $\alpha$ . Para  $\alpha = 0$ , esta función da el número total de especies,  $\alpha = 1$  (en el límite) da un índice proporcional al índice de Shannon, mientras que  $\alpha = 2$  da un índice que se comporta como el índice de Simpson.

Siendo el índice de Shannon =  $H = - \sum p_i \ln p_i$ .

Y el índice de Simpson =  $D = 1 / \sum p_i^2$

$$\exp(H_\alpha) = \exp\left(\frac{1}{1-\alpha} \ln \sum_{i=1}^S p_i^\alpha\right)$$

El perfil de biodiversidad que esté situado por encima será el que posea mayor biodiversidad. Si los perfiles de diversidad se cruzan éstos no son comparables, en este caso el programa tiene la posibilidad de construir el intervalo de confianza para cada perfil al 95% de confianza (Thómérész 1998; Hammer *et al.* 2001).

## Índices de biodiversidad

Para comparar la biodiversidad entre las diferentes provincias fitogeográficas se calcularon los índices de entropía de Shannon, de Simpson y el índice de igualdad de Buzas y Gibson utilizando el programa PAST ver. 3.11 (Hammer *et al.* 2001). Los dos primeros índices son representados en las curvas de perfil para los valores de alfa 1 y 2. Permiten comparar los tres ambientes en caso de que los perfiles de diversidad no sean comparables. El índice de Shannon-Wiener fue calculado usando logaritmo natural y la diferencia entre los grupos fue testeado con el método de Hutcheson (Hutcheson 1970; Magurran 1988.). Índice de entropía de Shannon:

$$H = - \sum_i \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$$

Donde  $n_i$  es el número de individuos del taxón  $i$  y  $n$  es el número total de individuos a lo largo de todos los taxa. Este índice toma valores desde 0 (un taxón dominante de la comunidad) hasta 5 (para comunidades dominadas por varios taxones) (Pla 2006).

El  $T$  test está dado por la siguiente fórmula:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2}}.$$

La varianza para el índice de Shannon fue calculada de la siguiente forma:

$$\text{Var } H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - \left[ \sum (p_i \ln p_i) \right]^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}.$$

Para el índice de Simpson fue testado de igual forma, pero la varianza fue calculada mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Var } D = \frac{4N(N-1)(N-2)\sum p_i^3 + 2N(N-1)\sum p_i^2 - 2N(N-1)(2N-3)\left(\sum p_i^2\right)^2}{N^2(N-1)^2}.$$

El índice de igualdad de Buzas y Gibson es expresado como  $E = 1/4 eH/S$  (donde  $S$  es el número de especies y  $H$  es el índice de Shannon. Este índice varía desde cero (para una sola especie dominante) a 1 (para cuando todas las especies tienen la misma abundancia) (Hayek y Buzas 2010). Para determinar la diferencia entre las diferentes comunidades a partir del índice de Buzas y Gibson se construyeron sus respectivos intervalos de confianza a un 95%.

Para todos los índices de biodiversidad y sus test se utilizó el programa PAST 3.11 (Hammer *et al.* 2001).

## Complementariedad

Para determinar el grado de diferencia en la composición de especies entre comunidades se utilizó el porcentaje de complementariedad calculado a partir de la fórmula propuesta por Colwell y

Coddington (1994):  $C = (SA + SB - 2.VAB) / (SA + SB - VAB) \times 100$ , donde SA es el número de especies de la comunidad A, SB es el número de especies de la comunidad B y VAB es el número de especies que tienen en común ambas comunidades.

## **Biodiversidad y el ambiente**

### **Análisis de agrupamiento**

Con el fin de determinar si los sitios podían ser agrupados según su contigencia histórica se realizó un análisis a nivel comunitario utilizando Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS, de sus siglas en inglés: non-metric multidimensional scaling). El ordenamiento se basa en la matriz de disimilitud de Bray-Curtis (singlelink) de distancia ecológica, aplicada en el programa R (R Development Core Team, 2005), paquete “Vegan”, función “metaMDS” (Oksanen *et al.* 2009). También se realizó un análisis de Clúster con algoritmo de pares agrupados y distancia de similitud de Bray-Curtis, mediante el programa PAST 3.11 (Hammer *et al.* 2001). Una vez agrupados los sitios dependiendo de sus especies y abundancias se verificó la significancia de estos grupos con un análisis de ANOSIM con 9.999 permutaciones. A partir de este análisis se puede obtener p-valores, con correcciones de Bonferroni, donde los p-valores  $\leq 0,05$  indican diferencias significativas en las agrupaciones y R cercano a 1 indica una alta separación entre los niveles de su factor, mientras que el valor de R cercano a 0 indica que no hay separación entre los niveles de su factor. De esta manera, se puede determinar si los sitios pertenecientes a una misma provincia fitogeográfica se encuentran agrupados según sus especies y abundancias, ambos análisis fueron realizados con PAST 3.11 (Hammer *et al.* 2001). Además, por medio de un análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER), teniendo en cuenta la disimilitud de Bray-Curtis, se analizaron las especies que más contribuyen a las diferencias entre las agrupaciones de sitios en el clúster y NMDS de la riqueza de especies de Heteroptera. Las especies se ordenaron según su contribución a diferencias entre los grupos. SIMPER fue calculado por medio del programa PAST 3.11 (Hammer *et al.* 2001) y la identificación de la contribución de cada especie a la disimilitud entre los grupos o factores seleccionados se fijó en 80%.

### **Análisis de correspondencia canónica**

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, de sus siglas en inglés: Canonical Correspondence Analysis) es una técnica multivariante que permite representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos condicionado por una serie de variables predictoras. Es una técnica eficiente de ordenación apropiada para el análisis de datos sobre la composición específica de la comunidad y las variables ambientales que influyen sobre dicha composición. Un análisis de gradiente CCA realiza una regresión lineal múltiple por mínimos cuadrados llevada a cabo con las puntuaciones del sitio (determinados a partir de las medias ponderadas de las especies) como variables dependientes y las variables ambientales como variables independientes (Palmer 1993). Esta técnica representa las especies y/o sitios con puntos y las variables con vectores (ter Braak 1986). El CCA se llevó a cabo con el programa R (R Development Core Team, 2005) usando la función “cca” del paquete “vegan” (Oksanen *et al.* 2009). Se utilizó la función “step” para la selección del modelo óptimo y la función “envfit” para calcular las significancias de las variables ambientales, ambas funciones implementadas en el programa R, paquete “vegan” (Oksanen *et al.* 2009). La significancia del modelo adoptado se testeó mediante la función anova, implementada en el mismo paquete “vegan” (Oksanen *et al.* 2009), programa R project (R Development Core Team, 2005). Para realizar el gráfico biplot se utilizaron las variables significativas según las funciones “step” y “envfit” del paquete “vegan” (Oksanen *et al.* 2009).



# **Capítulo III:**

## **Riqueza de especies e inventario**

**En este capítulo se analizan la riqueza de especies de cada ambiente, así como la eficiencia de los muestreos.**

## Introducción

Si bien la biodiversidad es un concepto que no puede ser reducido o simplificado a un solo número (Magurran 2004), hay razones que sustentan el uso de índices de riqueza como un indicador del estado general en el que se encuentra una comunidad (Magurran 2004; González–Oreja *et al.* 2010). En los estudios de comunidades es importante seleccionar el mejor parámetro para cada propósito específico. Cualquier comunidad o ensamble de especies puede ser descrita por más de un componente, como la abundancia de especies, diversidad o biomasa. También, la diversidad de especies puede ser descrita por diferentes índices (Magurran 2004). La forma más simple de describir la riqueza es a través del número de especie, pero hay otros índices más complejos que combinan la riqueza de especies y abundancia relativa (Magurran 2004). Usualmente diferentes tipos de metodologías son utilizadas para calcular la riqueza de especies, entre estos se pueden diferenciar los siguientes:

**1- Ajustes de distribución de abundancia de especies:** estos modelos paramétricos son ajustados con funciones de la distribución de la abundancia relativa de especies donde luego son extrapolados para determinar el número de especies aún desconocidas (Colwell y Coddington 1994; Hortal *et al.* 2006). Este tipo de método presenta problemas metodológicos y por lo tanto es uno de los menos utilizados.

**2-Curva de acumulación de especies:** se ajustan los parámetros de varias ecuaciones asintóticas para describir la relación entre el esfuerzo de muestreo y el éxito de muestreo (es decir, el número de especies añadidas a la lista de comprobación por cada muestra). La riqueza total se extrapola como el número de especies que se encontraron con un esfuerzo hipotético (Hortal *et al.* 2004, 2006)

**3-Curva de especies por área o esfuerzo:** estas curvas se construyen con el número de especies de varios parches de diferentes áreas (ya sean anidadas o no), para extrapolar el número de especies en otros parches de área conocida o en toda una región, ajustado a un modelo paramétrico que relaciona el área y la riqueza de especies (Palmer y White 1994; Hortal *et al.* 2006)

**4- Estimadores no paramétricos:** Estos índices utilizan la abundancia o la incidencia de especies raras en las muestras para estimar el número total de especies, utilizando un modelo no paramétrico previamente formulado. Hay dos tipos de estimadores no paramétricos: los de incidencia y los de abundancia. Los estimadores de abundancia consideran el número de individuos que representa cada especie en la muestra y los estimadores de incidencia consideran el número de muestras en el que

cada especie está presente. Este método usa el número de especies raras para poder estimar el número de especies desconocidas (Basualdo 2011).

Colwell y Coddington (1994) analizaron la estimación local de la riqueza de especies mediante curvas de acumulación de especies, distribuciones paramétricas de abundancia relativa y técnicas no paramétricas, siendo más efectivos los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2 y Jackknife. Coddington *et al.* (1996) valoraron la capacidad de las técnicas de inventariado rápido, utilizando a las arañas como taxa de estudio para estimar la riqueza de especies local, empleando diferentes métodos de estimación. De todos los estimadores que emplearon (Lognormal, Poisson lognormal, Chao 1 y 2, Jackknife, ecuación de Michaelis-Menten y curvas de acumulación de especies) los mejores resultados fueron los obtenidos con Chao 1, Chao 2 y Jackknife. Con el fin de estudiar la riqueza de especies, determinar la completitud del inventario y evaluar los esfuerzos en relación con la riqueza se utilizaron estimadores no paramétricos y curvas de rarefacción.

## **Resultados**

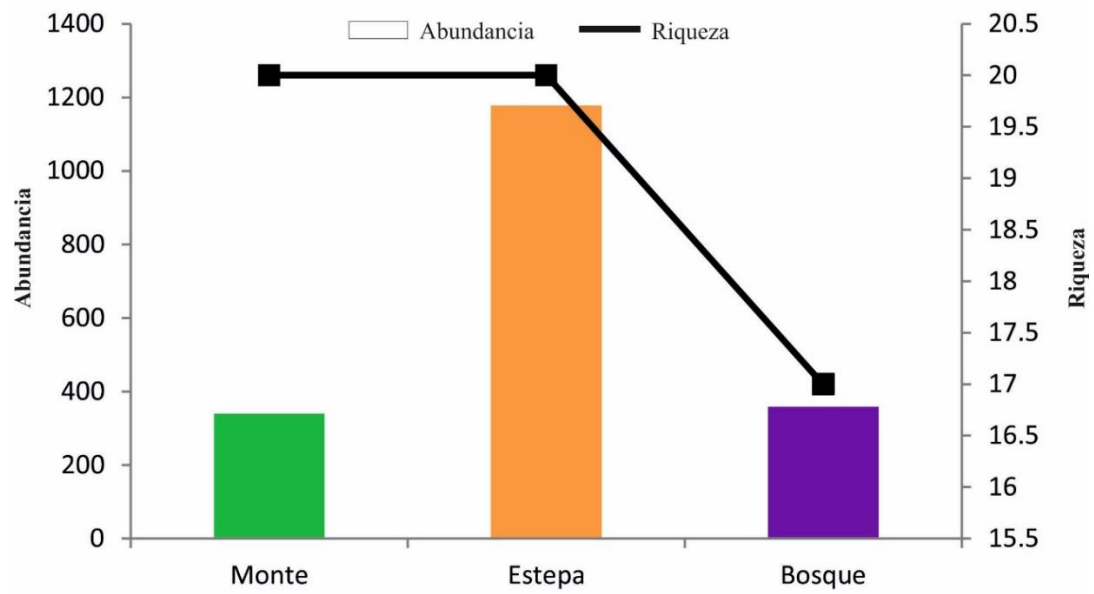
### **Inventario**

Se analizaron un total de 840 muestras tomadas en dos años, capturando 1.956 ejemplares de los cuales 1883 fueron determinados a nivel específico (Tabla III. 1) resultando en 31 especies distribuidas en 11 familias. Del total de ejemplares capturados 73 fueron determinados a nivel genérico y diferenciados en 9 morfoespecies. Doce ninfas no fueron tenidas en cuenta en el análisis debido a la imposibilidad de su identificación a nivel específico, ya que no pudieron ser asociadas a ningún adulto. Prácticamente, el total de ninfas fueron capturadas en el muestreo del 2013 exceptuando 16 ninfas que fueron capturadas en 2014. Esta diferencia posiblemente se ve explicada por el hecho de que el muestreo del 2013 en los meses de diciembre y enero se registró una ola de calor que llevo las temperaturas máximas hasta 40 °C (Pittaluga 2013) y la temperatura cambia el comportamiento, desarrollo y ciclo biológico de los insectos (Kaspari *et al.* 2000). La provincia fitogeográfica del Monte (S= 20 N=340) presentó una abundancia menor y riqueza igual a la de Estepa (S=20, N=1257). La provincia fitogeográfica Subantártica (S=17, N=359) presentó menor riqueza y abundancia intermedia en comparación con las dos primeras provincias fitogeográficas (Figura III. 1).

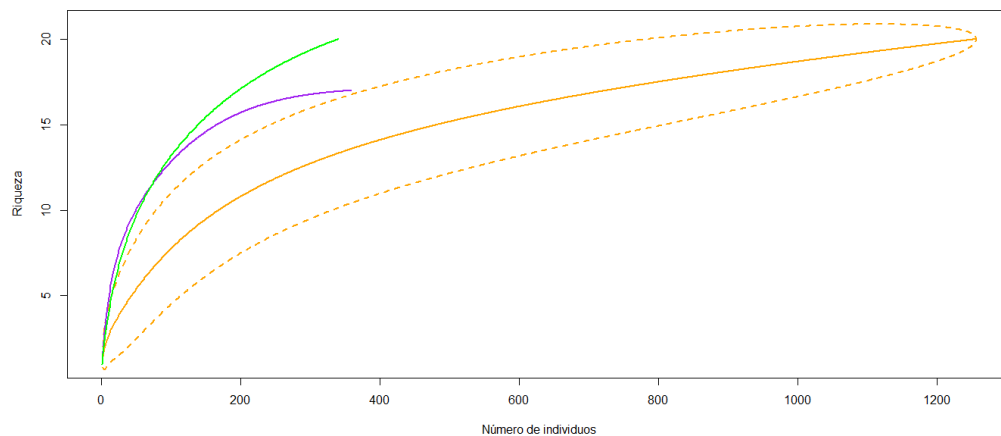
El análisis de rarefacción basado en individuos mostró que a menor número de individuos ( $n=340$ ), el Monte es el ambiente más rico en especies ( $S=19,53$ ;  $SD=0,64$ ) ya que se encontró por fuera del intervalo de confianza 95%. Por lo tanto, la riqueza observada en el Monte fue significativamente mayor que el número de especies de Estepa, pero no fue significativamente diferente de Bosque, ya que la curva intercepta dentro del intervalo de confianza de la curva de rarefacción basado en individuos (Figura III. 2). La Estepa ( $S=12,88$ ;  $SD=1,61$ ) fue el ambiente menos rico en especies, no mostrando diferencias significativas con la riqueza de Bosques, interpolando al mismo número de individuos (Figura III. 2). La curva de rarefacción en función de las muestras totales del muestreo no llegó a una asíntota (Figura III. 3), sin embargo, las pendientes de las curvas de rarefacción son pequeñas (próximas a cero) indicando que se logró un inventario muy completo (Tabla III. 2).

Los índices no paramétricos más cercanos a la riqueza observada mostraron un alto porcentaje de completitud (Tabla III. 3). Asimismo, las curvas de singletones y dobletones del total del muestreo tienden a una asíntota, ratificando que se logró un inventario completo (Figura III. 4). El número de singletones y dobletones fue muy bajo (Tabla III. 4). El número de singletones, o el porcentaje relativo al total de especies capturadas, también fue bajo. En otro trabajo para la zona, por ejemplo, si se los compara con Cheli *et al.* (2010) de 24 especies capturadas en Península Valdés, 11 fueron representadas por un solo individuo, por lo tanto, tuvieron un mínimo de 45% de la muestra representadas por singletones. Posiblemente las técnicas de colecta utilizadas en el presente trabajo permitió la alta completitud obtenida. Coscarón *et al.* (2009) concluyeron que la complementación de dos técnicas diferentes (redada y golpeteo) permiten obtener una alta completitud de inventario. En el presente trabajo se utilizaron las técnicas redada y muestreo por succión como complementarias, de esta manera, se logró un alto porcentaje de completitud. Por lo mencionado, se puede concluir que estas dos técnicas son eficientes para coleccionar Heteroptera en las tres provincias fitogeográficas comprendidas en el área de estudio. Una de las especies, *Nysius simulans* (Stål) (Orsillidae), fue particularmente dominante ya que representó más del 50 % ( $N= 1.126$ ) de la muestra total y estuvo representada en las tres provincias fitogeográficas, aunque no en abundancias equitativas. La mínima relación de la escala espacial que es biológicamente real es lo suficientemente grande como para abarcar toda la población reproductora de todas las especies residentes, dejando de lado las cuestiones relacionadas a bajos muestreos (Magurran 1988). Entonces el número bajo de singletones y dobletones que se registraron a lo largo del muestreo puede estar explicado por la amplia escala utilizada, que fue suficiente como para abarcar varios ejemplares de una misma población (Coscarón *et al.* 2009). Una diferencia encontrada entre la completitud dada por los índices no paramétricos y la pendiente de la curva de rarefacción se puede observar en el ambiente de la Estepa Patagónica, ya

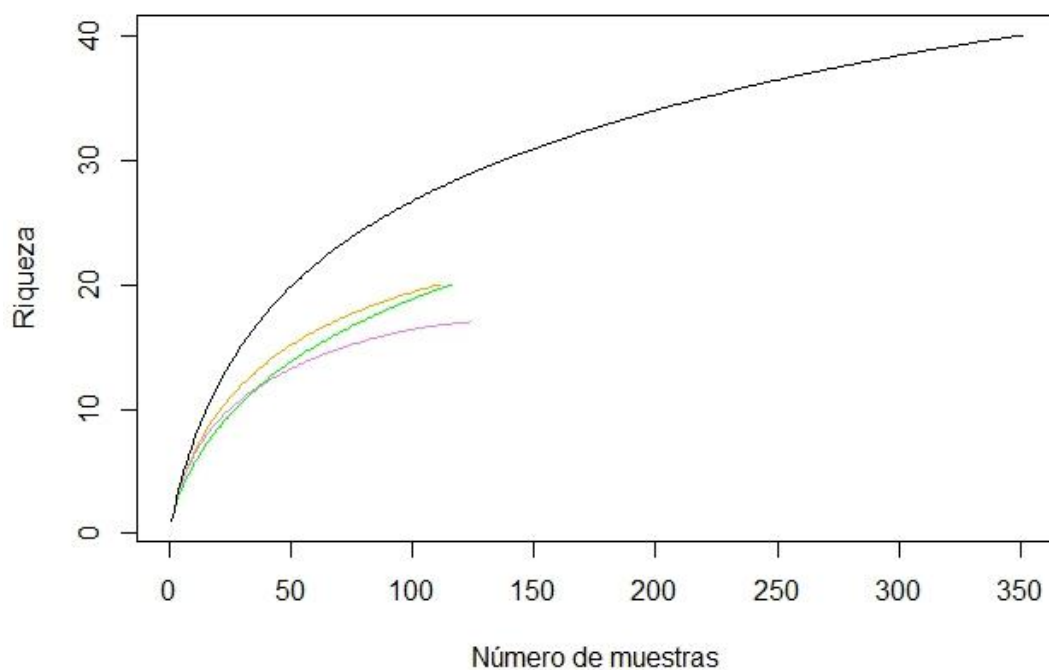
que es la que más se aproxima a una asíntota, pero los índices no paramétricos muestran un porcentaje más bajo de completitud que el resto. Esto se debe a que las curvas de rarefacción están influenciadas por el comportamiento gregario de los individuos a estudiar. Este comportamiento fue observado en el sitio E1 (Los Altares, Chubut) de la Estepa Patagónica y la especie que presentó este comportamiento fue *Xenogenus gracilis*.



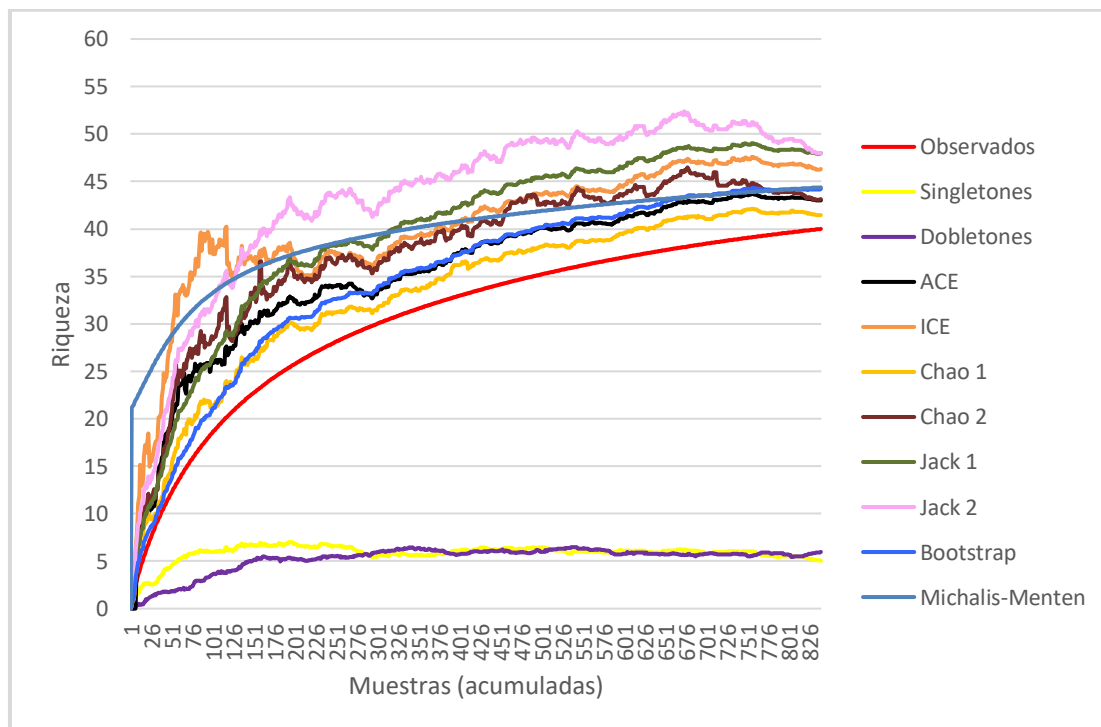
**Figura III. 1** Abundancia y riqueza de especies de las provincias fitogeográficas estudiadas.



**Figura III. 2.** Curva de rarefacción basada en individuos de cada ambiente. Línea naranja Estepa. Línea verde Monte. Línea violeta Bosque. Línea de puntos representa el intervalo de confianza al 95%.



**Figura III. 3.** Curva de rarefacción basada en muestras de cada ambiente y del total del muestreo. Línea naranja Estepa. Línea verde Monte. Línea violeta Bosque. Línea negra representa el total de la muestra.



**Figura III. 4.** Rendimiento de los estimadores de riqueza no paramétrica y especies observadas de Heteroptera en el norte de la Patagonia Argentina, en función del número de muestras acumuladas.

**Tabla III. 1** Familias y especies de Heteroptera colectadas en los ambientes estudiados.

Familia	Especie	Abu.	%	Alimentación
Acanthosomatidae	<i>Sinopla perpunctata</i>	26	1,32	Fitófago
Pentatomidae	<i>Nezara viridula</i>	4	0,20	Fitófago
	<i>Piezodorus guildinii</i>	2	0,10	Fitófago
	<i>Thyanta aeruginosa</i>	11	0,56	Fitófago
	<i>Euschistus (Euschistomorphus) longiceps</i>	2	0,10	Predador
	<i>Lobepomis peltifera</i>	1	0,05	Fitófago?
Coreidae	<i>Leptoglossus impictus</i>	7	0,36	Fitófago
	<i>Athaumastus haematicus</i>	15	0,77	Fitófago
Lygaeidae	<i>Syzygites poecilus</i>	19	0,97	Fitófago
	<i>Ochrimnus (Parochrimnus) somnus</i>	1	0,05	Fitófago
	<i>Nysius simulans</i>	1126*	57,57	Fitófago
	<i>Lygaeus alboornatus</i>	2	0,10	Fitófago
	<i>Nysius irroratus</i>	67*	3,43	Fitófago
Nabidae	<i>Nabis punctipennis</i>	170	8,69	Predador
	<i>Nabis argentinus</i>	20	1,02	Predador
	<i>Nabis ashworthi</i>	32	1,64	Predador
Rhyparochromidae	<i>Bergidea polychroma</i>	8	0,41	Fitófago
Rhopalidae	<i>Harmostes (Neoharmostes) procerus</i>	45	2,30	Fitófago
	<i>Harmostes (Neoharmostes) imitabilis</i>	4	0,20	Fitófago
	<i>Harmostes (Harmostes) signoreti</i>	1	0,05	Fitófago
	<i>Harmostes (Neoharmostes) confinis</i>	3*	0,15	Fitófago
	<i>Xenogenus gracilis</i>	242*	12,37	Fitófago
	<i>Xenogenus picturatum</i>	10	0,51	Fitófago
	<i>Liorhyssus hyalinus</i>	23	1,18	Fitófago
Geocoridae	<i>Geocoris callosus</i>	7	0,36	Predador
Reduviidae	<i>Atrachelus (cinereus) crassicornis</i>	4*	0,20	Predador
	<i>Phymata</i> sp1	3	0,15	Predador
Anthocoridae	<i>Orius insidiosus</i>	18	0,92	Predador
	<i>Orius</i> sp1	16*	0,82	Predador
	<i>Lyctocoris campetris</i>	1	0,05	Predador
Miridae	<i>Phytocoris irroratus</i>	5	0,26	Fitófago
	<i>Phytocoris marmoratus</i>	3	0,15	Fitófago
	<i>Araucanocoris</i> sp	33	1,69	Fitófago



	<i>Tuxenella</i> sp	2	0,10	Fitófago
	<i>Cericophanes</i> sp1	2	0,10	Fitófago
	<i>Cericophanes</i> sp2	1	0,05	Fitófago
	<i>Proba</i> sp	2	0,10	Fitófago
	<i>Myrmecozelotes</i> sp	1	0,05	Fitófago
	<i>Stenodema laolaonensis</i>	4	0,20	Fitófago
	<i>Stenodema</i> sp1	13	0,66	Fitófago

\* Se tuvieron en cuenta las ninfas. **Abu.** Abundancia. % porcentaje relativo al total de la muestra. ? gremio dudoso por falta de conocimiento de la biología de la especie.

**Tabla III. 2.** Pendiente de las curvas de rarefacción para cada ambiente en diferentes tamaños muestrales.

	Tamaño de muestra			
	50	60	100	120
Monte	0.13493538	0.11715566	0.07848354	-
Estepa	0.12595704	0.1043758	0.05991554	-
Bosque	0.0965308	0.08096349	0.03633158	0.01891072
Total	0.19182957	0.16333760	0.10204140	0.08629962

**Tabla III. 3.** Riqueza de especies de Heteroptera observada y estimada en Monte, Estepa y Bosque, acorde a los estimadores Chao1, ACE y Chao2.

	Riqueza observada acumulada	M M $\hat{S}$	Chao 1 $\hat{S}$	ACE $\hat{S}$	Compleitud%		
					M M $\hat{S}$	Chao 1 $\hat{S}$	ACE $\hat{S}$
Total	40	46.03	41.43	42.98	86.89	96.54	93.06
Monte	20	25.30	21.99	24.08	79.05	90.95	83.05
Estepa	20	22.96	25	25.36	87.10	80	78.86
Bosque	17	19.95	17,25	17.32	85.21	98.55	98.15

**Tabla III. 4.** Riqueza de especies, abundancia, singletones y dobletones de Heteroptera en Monte, Estepa y Bosque.

	Abundancia	Riqueza observada	Singletones	Dobletones	Únicos	Duplicados
Total	1956	40	5	6	8	8
Monte	340	20	5	4	8	4
Estepa	1257	20	6	2	7	3
Bosque	359	17	1	2	2	6

# **Capítulo IV:**

## **Estructura, diversidad y ensambles**

**En este capítulo se analiza la abundancia de especies de cada ambiente, se comparan los ambientes según diferentes índices de diversidad y abundancias de diferentes familias de Heteroptera capturados.**

## Introducción

### Rango abundancia

Los modelos de distribución de abundancia de especies son una de las pocas formas de investigar la estructura de una comunidad a partir de observaciones hechas en un punto en el espacio y el tiempo (Whittaker 1965). En las representaciones de rango abundancia, todas las especies de una muestra se clasifican de más abundante a menos abundantes. Cada especie tiene un rango, que se representa en el eje horizontal, y una abundancia, representada en el eje vertical. Así, las especies más abundantes se representan en primer lugar, a continuación, la siguiente más común y así sucesivamente hasta que el conjunto se completa con las especies más raras. Graficando la abundancia en función del rango obteniene una curva que por definición es monótonamente decreciente (He y Legendre 2002). Estos modelos se pueden dividir en (a) Modelos basados en la teoría ecológica de reparto de recursos: por ejemplo, Geométrica “Geometric” = “Preemption” y Rama quebrada “Broken Stick” y (b) modelos estadísticos, basados en la teoría estadística: por ejemplo, Lognormal general, Zipf y Mandelbrot (Bostow 1991). El objetivo de estos modelos no es simplemente describir las abundancias relativas observadas en un ensamble, sino explicar el porqué de estas abundancias. Por supuesto, hay diferentes formas en que los recursos pueden ser subdivididos entre las especies y estos modelos biológicos o teóricos representan diferentes escenarios de repartición de nicho (Magurran 2004). Por ejemplo, una distribución de abundancia con serie geométrica de especies se prevee que se produzca cuando las especies llegan a un hábitat no saturado a intervalos regulares de tiempo, y ocupan el espacio restante de nicho. Ésta serie representa una situación en la que todas las especies son energéticamente equivalentes y la magnitud de esta relación es proporcional a la abundancia de la especie, donde las más abundantes requieren más energía del sistema (Ferreira y Petrere 2007). Por el contrario, un patrón de “Preemption” requiere que los intervalos entre la llegada de estas especies sean al azar en lugar de ordenado. Por lo tanto, si una sola especie coloniza un ambiente y luego una segunda especie también lo hace y toma una parte de los recursos igual a  $\alpha$  entonces, luego una tercera especie coloniza el ambiente y usa una porción de recursos igual a  $\alpha$  de la segunda especie, del remanente del recurso (Locey 2015). Entonces la primera especie será más abundante que la segunda especie y la segunda especie más abundante que la tercera, estas abundancias quedarán explicadas por una función lineal decreciente (Locey 2015). El modelo Zipf-Mandelbrot de distribución de abundancia se basa en que la presencia de una especie puede ser vista como dependiente de condiciones físicas previas y presencias de especies previas, esto Las especies pioneras tienen bajo costo, requiriendo pocas condiciones previas. Las especies de sucesión tardía tienen un alto costo y la energía, tiempo y

organización del ecosistema requerido antes de que puedan invadir generan que sean especies raras. Estas diferencias entre especies con alto costo y bajo energético para una invasión dan una distribución Zipf o Zipf-Mandelbrot. Se supone que una vez que se cumplan las condiciones necesarias, es muy probable que una especie invada. Por lo tanto, mientras que el modelo Lognormal puede ser visto como el resultado de muchos factores que actúan simultáneamente sobre la especie, el modelo de Zipf-Mandelbrot puede verse como muchos factores que actúan secuencialmente (Bostow 1991).

## **Perfil de Biodiversidad**

El perfil de diversidad basado en la familia de índices de diversidad uniparamétrica de Rényi es una de las técnicas para ordenar la diversidad que fueron diseñadas específicamente para clasificar las comunidades de menor a mayor diversidad (Kindt *et al.* 2006). Un simple índice de diversidad o equitatividad no puede explicar la estructura de una comunidad (Ricotta y Avena 2002; Kindt *et al.* 2006). La escala del parámetro  $\alpha$  se puede convertir matemáticamente a índices de diversidad comunes. Los valores bajos de  $\alpha$  representan los índices de diversidad centrados en la riqueza de especies, mientras que un aumento de  $\alpha$  se le da más peso al aspecto de igualdad de abundancias de las especies. Es decir que a  $\alpha = 0$  se relaciona con la riqueza de especies, mientras que cuando  $\alpha = 1$  este representa el índice de equitatividad de Shannon y a  $\alpha = 2$  representa el índice de Simpson. Cuando dos perfiles no se cruzan, el perfil con los valores más altos de  $\alpha$  puede considerarse más diverso (Tóthmérész 1995). Cuando los perfiles de diversidad son perfectamente planos (constante respecto al eje dependiente) la comunidad es perfectamente equitativa y cuando los perfiles de biodiversidad disminuyen abruptamente (ante el aumento de valores del eje X “alfa”, disminuyen los valores de Y o “biodiversidad”), significa que la comunidad se hace menos equitativa, o sea que tiene unas pocas especies abundantes (Jost 2010).

## **Complementariedad**

La complementariedad según Colwell y Coddington (1994) cubre la distinción en la composición de especies en un amplio espectro de escalas ambientales, desde pequeña escala (tales como las diferencias en la composición específica, por ejemplo, entre la fauna de ácaros del tronco y la

fauna de ácaros de las hojas de una misma especie de árbol). También, permite comparar la composición de especies a nivel de paisaje, a lo largo de un gradiente ambiental (“diversidad beta” o “recambio de especies”) y diferencias faunísticas y/o florísticas de sitios distantes de una misma ecorregión o para comparar la biota de potenciales reservas.

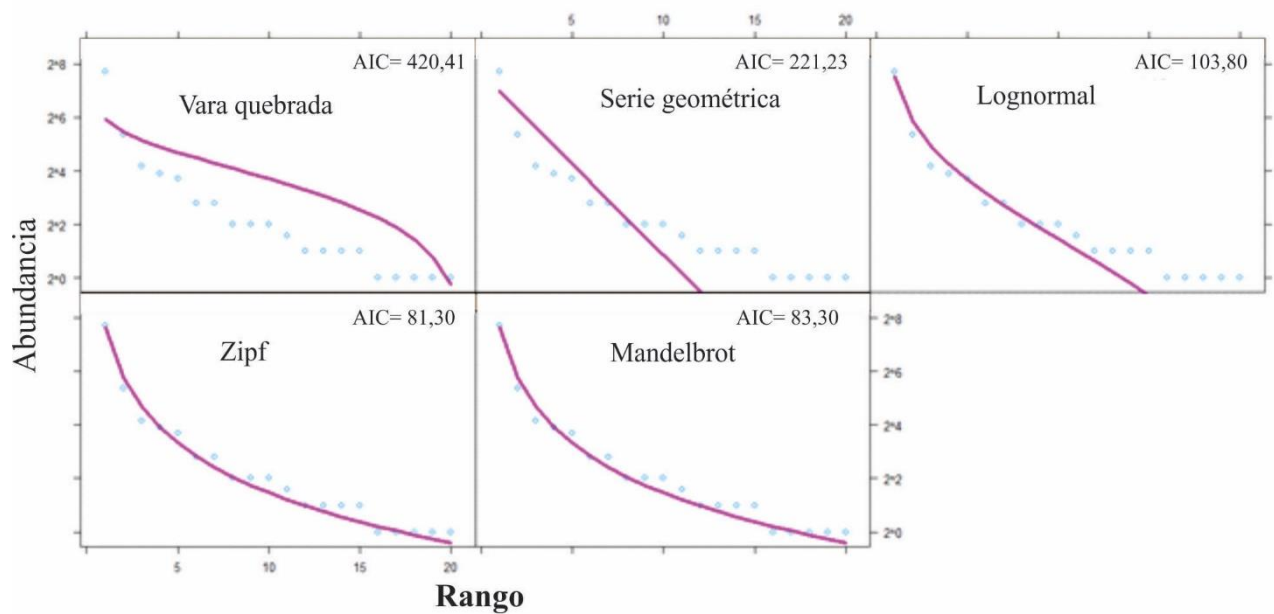
El índice de complementariedad va de 0 a 1 y puede ser transformado a porcentaje, donde un valor de cero se da cuando la composición de especies entre hábitats son idénticos, mientras que un valor de 100 indica que la composición de especies son completamente distintos (Moreno 2001).

## **Resultados y discusión**

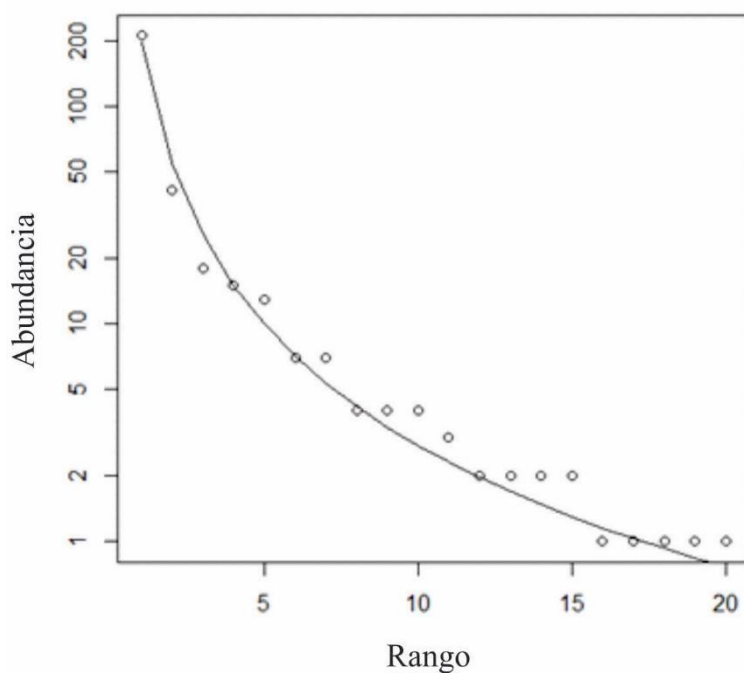
### **Curvas de rango abundancia**

Los datos de las abundancias de Monte y Estepa no poseen valores de  $\Delta i$  mayor a 2 para los modelos Zipf y Mandelbrot (Tabla IV. 1; Tabla IV.2) a excepción de Bosque (Tabla IV. 3) en donde los valores de  $\Delta i$  de los modelos de Zipf, Mandelbrot y Lognormal no superan 1.3. Se puede visualizar claramente como los datos observados de Monte se ajusta a las distribuciones hipotéticas de Zipf y Mandelbrot (Figura IV. 1; Figura IV.2) al igual que los datos observados de abundancia de Estepa (Figura IV.3; Figura IV.4). La distribución de abundancias de Bosque pierde la misma información si asume los modelos de distribución de Zipf, Mandelbrot o Lognormal, siendo esto visible cuando se comparan los datos observados con los 5 posibles modelos de distribución de abundancias (Figura IV.5). Basandonos en estos resultados Bosque no puede asumir ninguna distribución de abundancias ya que los valores de  $\Delta i$  no es mayor a dos en tres modelos diferentes, en cambio Monte y Estepa pueden asumir tanto el modelo Zipf como el modelo Mandelbrot ya que entre estos no hay una diferencia de  $\Delta i$  mayor a 2. Pero como estos dos modelos se diferencia únicamente en que a el modelo Mandelbrot se añade un parámetro, se penaliza con dos grados de libertad, es por esto que  $\Delta i$  entre los dos modelos es de 2. Si bien no mostró suficiente evidencia como para diferenciar entre el modelo Zipf y Mandelbrot estos dos modelos son muy similares y nos permiten concluir que hay un alto costo energético para las especies sucesionalmente tardías. Es decir que las primeras especies en colonizar un área tienen un bajo costo energético y los colonizadores posteriores poseen requisitos más específicos y por lo tanto son menos frecuentes que las primeras especies que llegan (Magurran 2004). Es así que se encuentran unas pocas especies abundantes y el resto de las especies presentes en la comunidad con una baja abundancia. Teniendo en cuenta a las latitudes en las que se encuentran los sistemas ecológicos (Sur del Monte, Norte de Estepa y Norte de Bosques) utilizados para analizar la

estructura de las comunidades de Heteroptera, es coherente esperar que las abundancias observadas se ajusten a un modelo Mandelbrot o Zipf dadas las bajas temperaturas mínimas anuales del área de estudio, las cuales llegan a 0 °C, decreciendo hacia el suroeste (Pruel *et al.* 1998). Estas condiciones pueden generar que la mayoría de las especies de Heteroptera deban entrar en estados de latencia o dormición para poder superar las bajas temperaturas de los inviernos. Ejemplos de ello lo constituyen: la familia Nabidae cuyas especies pueden hibernar en estado de huevo (Pericart 1987) al igual que en Aradidae (Heliövaara 1982). Otro ejemplo sería de la familia Pentatomidae (*Nezara viridula* Linnaeus), pero en este caso son los adultos quienes entran en un estado de quiescencia ante bajas temperaturas (Musolin 2012). Luego, cuando las temperaturas suben en verano, estos ambientes deben ser recolonizados, tal como hipotetiza el modelo de rango-abundancia Zipf-Mandelbrot.

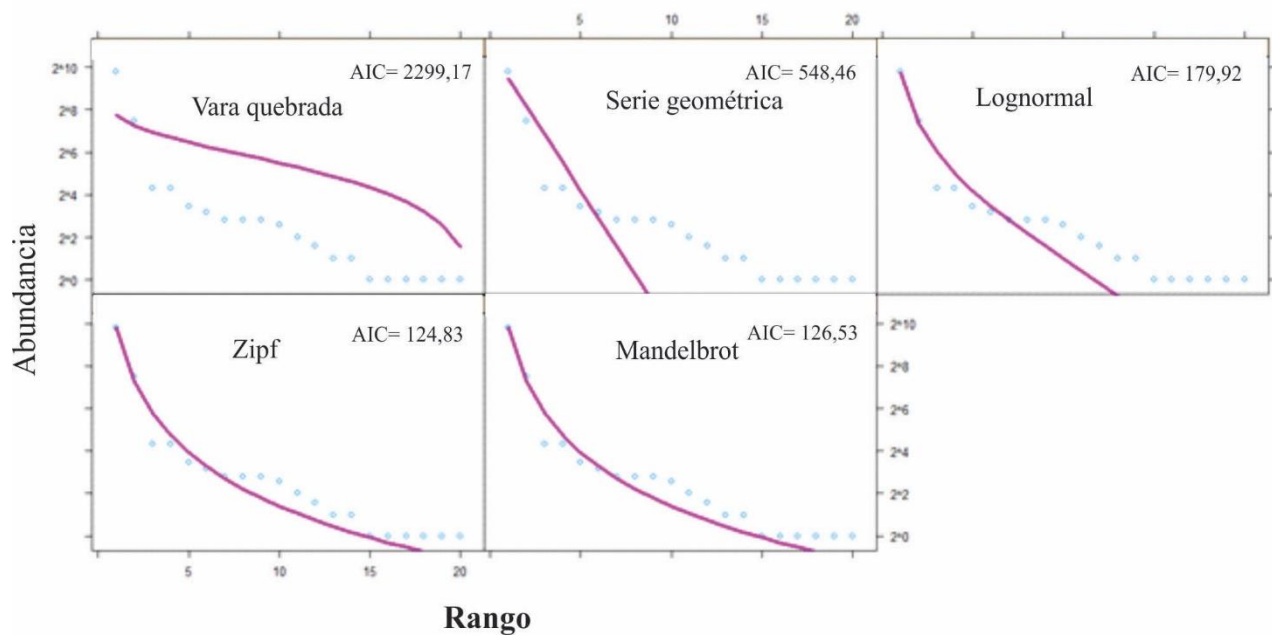


**Figura IV. 1.** Curvas de rango abundancia de Heteroptera capturados en la provincia fitogeográfica de Monte. O = abundancia de especies observadas; — = valores ajustados para cada modelo.

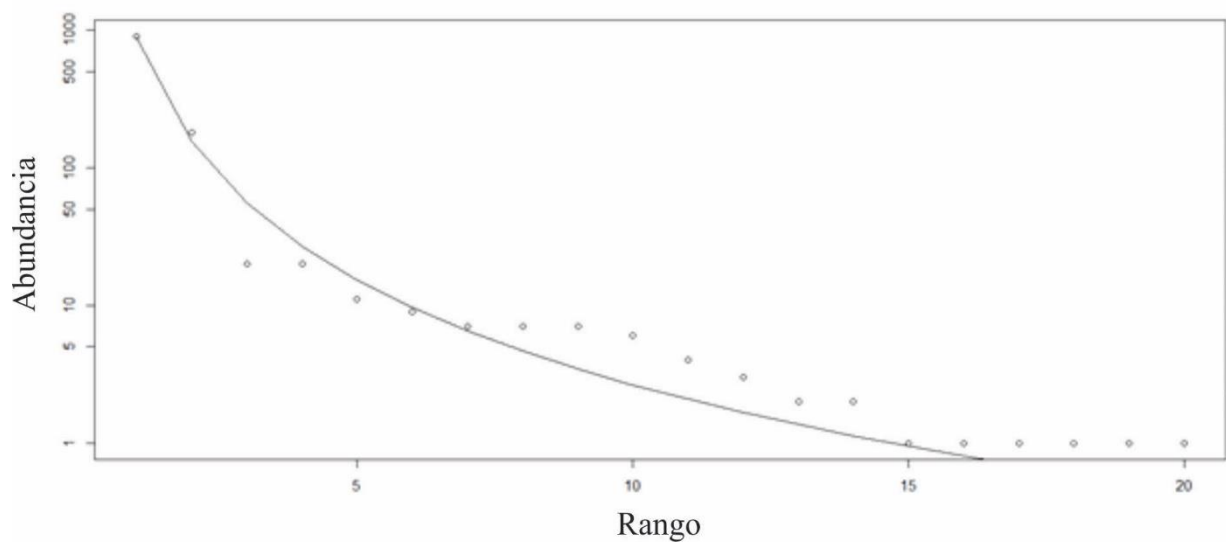


**Figura IV. 2.** Curvas de rango abundancia de Heteroptera recogidos en Monte. O = abundancia de especies observadas; — = valores ajustados del mejor ajuste del modelo.

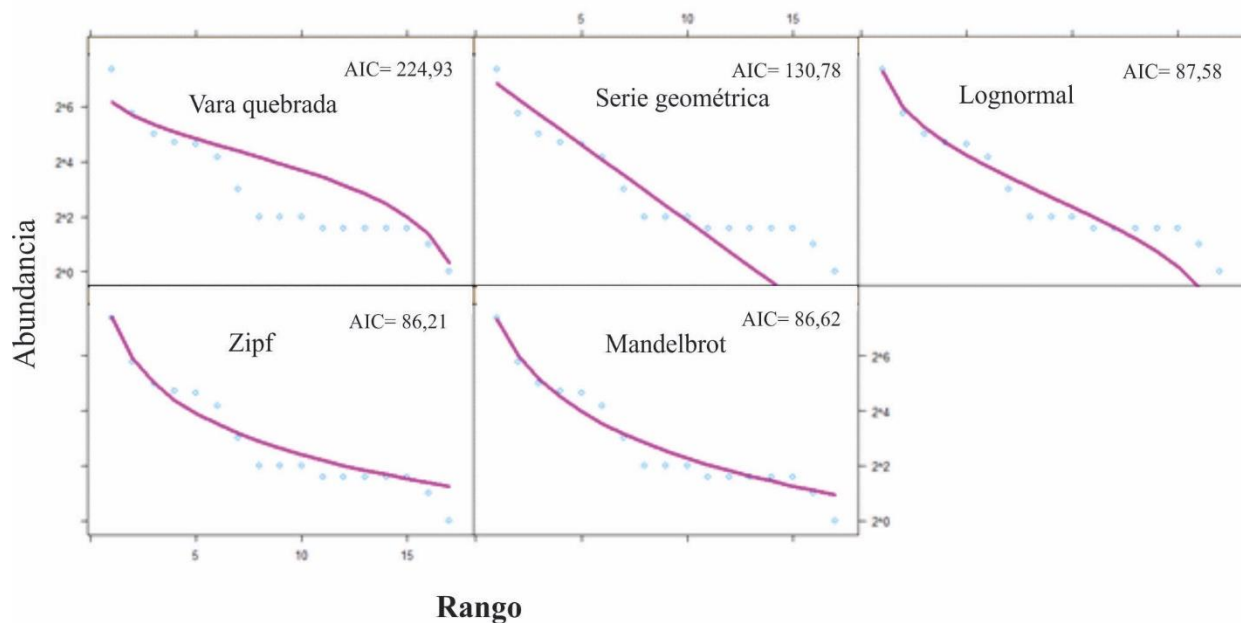




**Figura IV. 3.** Curvas de rango abundancia de Heteroptera capturados en Estepa. O = abundancia de especies observadas; — = valores ajustados para cada modelo.



**Figura IV. 4.** Curvas de rango abundancia de Heteroptera recogidos en Estepa. O = abundancia de especies observadas; — = valores ajustados del mejor ajuste del modelo.



**Figura IV. 5.** Curvas de rango abundancia de Heteroptera capturados en Bosque. O = abundancia de especies observadas; — = valores ajustados para cada modelo.

**Tabla IV. 1.** Valores del ajuste de rango-abundancia de Monte para los cinco tipos de modelos descriptos. Valores muy pequeños no se tuvieron en cuenta (-).

	AIC	$\Delta_i$	$\exp(-0.5*\Delta_i)$	$W_i$	Sumatoria Likelihood relativo
<b>Null</b>	420.414	339.117	$2.2 \times 10^{-74}$	-	<b>1.37</b>
<b>Preemption</b>	221.232	139.935	$4.1 \times 10^{-31}$	-	
<b>Lognormal</b>	103.801	22.504	0.000012	$8.7 \times 10^{-6}$	
<b>Zipf</b>	81.297	0	1	0.72	
<b>Mandelbrot</b>	83.297	2	0.37	0.27	

**Tabla IV. 2.** Valores del ajuste de rango-abundancia de Estepa para los cinco tipos de modelos descriptos. Valores muy pequeños no se tuvieron en cuenta (-).

	AIC	$\Delta_i$	$\exp(-0.5*\Delta_i)$	$W_i$	Sumatoria Likelihood relativo
<b>Null</b>	2289.171	2164.642	-	-	<b>1.37</b>
<b>Preemption</b>	548.458	423.929	$8.8 \times 10^{-93}$	-	
<b>Lognormal</b>	179.817	55.288	$9.87 \times 10^{-13}$	$7.2 \times 10^{-13}$	
<b>Zipf</b>	124.529	0	1	0.72	
<b>Mandelbrot</b>	126.529	2	0.37	0.27	

**Tabla IV. 3.** Valores del ajuste de rango-abundancia del Bosque para los cinco tipos de modelos descriptos. Valores muy pequeños no se tuvieron en cuenta (-).

	AIC	$\Delta_i$	$\exp(-0.5*\Delta_i)$	$W_i$	Suma de Likelihood relativo
<b>Null</b>	224.926	138.717	$7.5 \times 10^{-31}$	-	2.31
<b>Preemption</b>	130.778	44.569	$2.09 \times 10^{-10}$	-	
<b>Lognormal</b>	87.579	1.370	0.5	0.21	
<b>Zipf</b>	86.209	0	1	0.43	
<b>Mandelbrot</b>	86.623	0.414	0.81	0.35	

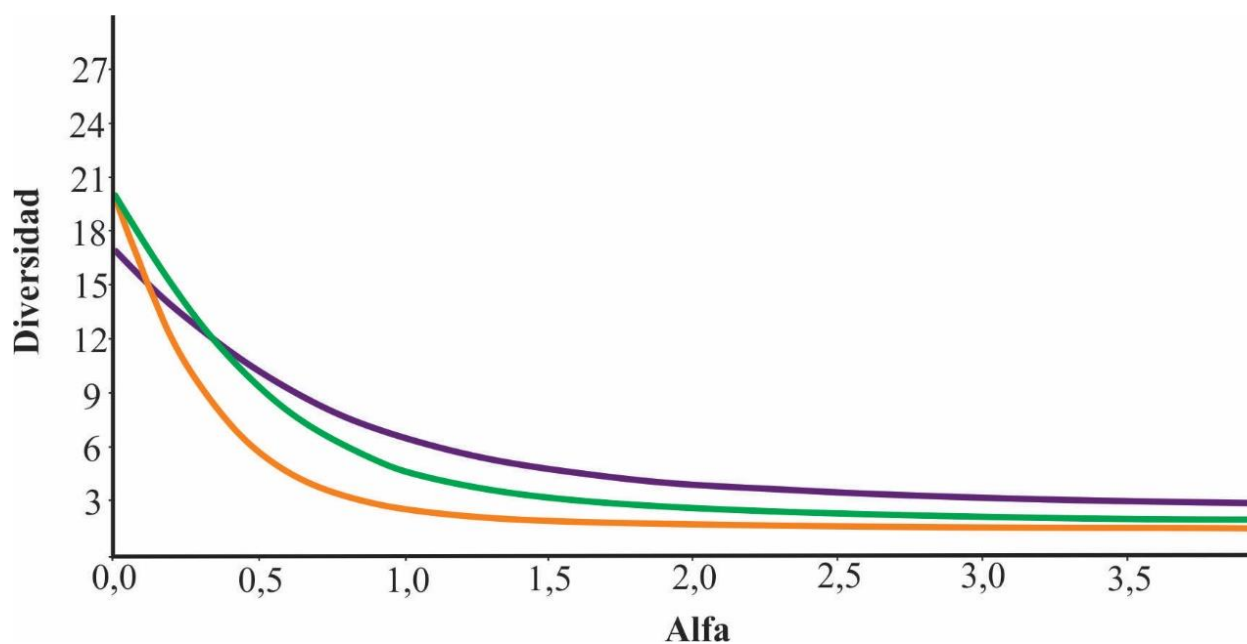
## Perfil de diversidad e índices de diversidad

Como se mencionó anteriormente, los perfiles de diversidad son una forma de ordenar las comunidades según su riqueza y equitatividad, pero cuando estos perfiles se cruzan no se puede especificar qué comunidad es la más diversa. Aun así, al tener en cuenta como se comporta el perfil de una misma comunidad en diferentes valores de  $\alpha$  se puede obtener diferentes características de éstas. En la Figura IV. 6. se pueden apreciar los tres perfiles de diversidad pertenecientes a los tres ambientes estudiados. Los perfiles de Estepa y Monte son igual de ricos, y el ambiente de Bosque presenta una riqueza menor que los anteriores. El hecho de que se intercepten las curvas (Figura IV.6) indica que si se hubiese intentado determinar la comunidad más diversa con un solo índice (Shannon, Simpson o Berger–Parker) se hubiese llegado a conclusiones erróneas (Kindt *et al.* 2006). Sin embargo, las comunidades de Estepa y Monte pueden ser comparadas, ya que los perfiles de biodiversidad nunca se interceptan. Es por esto que, aunque ambas provincias fitogeográficas presentan la misma riqueza (20 especies), Monte es más diverso que Estepa y presenta una mayor equitatividad. A pesar que las curvas de perfil de diversidad de Monte y Estepa se interceptan con la curva de Bosques, esta última región posee una menor riqueza, pero para valores de alfa igual o mayor que 1, Bosque es más equitativo respecto a las abundancias de sus especies. El perfil de biodiversidad de Bosque decrece en forma menos pronunciada lo cual indica una equitatividad mayor que los dos perfiles restantes. El perfil de Estepa disminuye abruptamente indicando una alta dominancia y una baja equitatividad. La especie dominante en Estepa es *Nysius simulans* con 912 ejemplares, seguida de *Xenogenus gracilis* Reed (Rhopalidae), la segunda especie más abundante con 242 ejemplares. Estas dos especies representan el 91,80 % del total de la muestra en la Estepa.

Para realizar una comparación puntual de la riqueza, equitatividad y dominancia entre las tres comunidades se calcularon diferentes índices (Tabla IV. 4.). La riqueza de las tres provincias fitogeográficas fueron significativamente diferentes cuando se utilizó el índice de Menhinick. Este índice tiene en cuenta el número de taxa y el número de ejemplares del total de la muestra (Menhinick 1964). Es por esto que a pesar que la Estepa tiene igual número de especies que Monte, este último posee mayor riqueza, inclusive Bosque tiene mayor riqueza que Estepa. La provincia fitogeográfica del Monte es la que posee mayor riqueza según el índice de Menhinick. El índice de Buzas y Gibson sugiere que el Bosque es la provincia fitogeográfica más equitativa y Estepa es la menos equitativa. Estepa fue la que presentó mayor dominancia según el índice de 1-Simpson (Dominancia) (Tabla IV. 5).

El índice de Whittaker fue mayor para la comparación Monte-Bosque que para la comparación Monte-Estepa, el menor recambio se observó entre Estepa-Bosque, aún menor que Estepa-Monte

(Tabla IV. 5). Las tres provincias fitogeográficas compartieron una especie (*Nysius simulans*), Estepa y Monte compartieron siete especies al igual que Estepa y Bosque. Monte y Bosques compartieron dos especies (Tabla IV. 6). Bosque y Monte presentan alta complementariedad y Estepa presenta complementariedad muy similar con Bosque y con Monte (Tabla IV. 6).



**Figura IV. 6.** Perfil de diversidad de Heteroptera basado en la familia de índices de Rényi en Monte, Estepa y Bosque. Línea naranja Estepa. Línea verde Monte. Línea violeta Bosque.

**Tabla IV. 4.** Índices de diversidad con los extremos de sus respectivos IC (intervalo de confianza).

	L. I.	Monte	L. S.	L. I.	Estepa	L. S.	L. I.	Bosque	L. S.
<b>Buzas y Gibson</b>	0,200	0,231	0,272	0,123	0,130	0,150	0,332	0,379	0,423
<b>Menhinick</b>	1,085	1,085	1,085	0,5077	0,5641	0,5641	0,897	0,897	0,897
<b>1-Simpson</b>	0,350	0,407	0,466	0,5328	0,5631	0,5926	0,222	0,258	0,301

L. I.: Límite inferior.

L.S.: Límite superior

**Tabla. IV. 5.** Índice de recambio de especies (diversidad Beta) según el índice de Whittaker.

	Bosque	Estepa	Monte
<b>Bosque</b>	0	0,51351	0,89189
<b>Estepa</b>	0,51351	0	0,6
<b>Monte</b>	0,89189	0,6	0

**Tabla. IV. 6.** Porcentaje de complementariedad entre Monte, Estepa y Bosque según el índice de complementariedad de Colwell y Coddington (1994).

	<b>Bosque</b>	<b>Estepa</b>	<b>Monte</b>
<b>Bosque</b>		(7)	(2)
<b>Estepa</b>	76,66		(7)
<b>Monte</b>	94,28	78,78	

Entre paréntesis se presenta el número de especies compartidas.

## Ensamblajes de Heteroptera y sus variaciones

Se recolectaron 11 familias pertenecientes al suborden Heteroptera, de las cuales, la familia Lygaeidae fue claramente la más abundante y la familia Miridae la más rica en especies (Tabla III. 1). Al comparar los tres ambientes estudiados se observó que esta última familia fue la que mostró valores superiores en la riqueza de especies en los ambientes de Bosques y Estepa (Figura IV. 7; Figura IV. 8), en Monte la familia más rica fue Pentatomidae (Figura IV. 9).

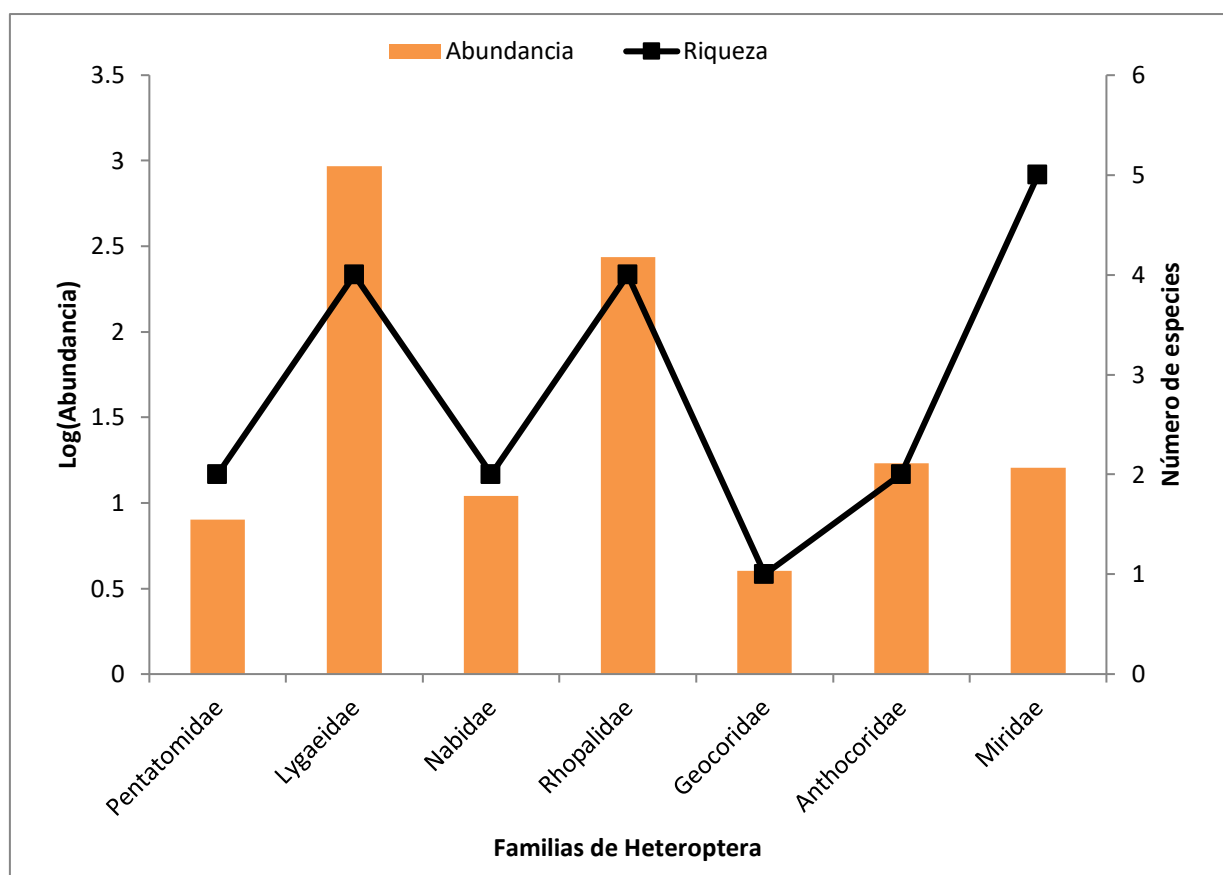
Considerando la abundancia, la familia Lygaeidae presentó un elevado número de individuos, seguida de Rhopalidae en Estepa y Monte. En Bosque, la familia Nabidae fue la más abundante seguida por Lygaeidae. Es importante destacar que la familia Nabidae es una familia caracterizada por ser depredadores, mientras que en las provincias de Monte y Estepa dominaron los herbívoros. Ambientes que han sido sometidos a disturbios o alteración, como por ejemplo presión de pastoreo o desforestación, los artrópodos depredadores son los dominantes (Lagos 2004; Cheli *et al.* 2010). Si bien esta abundancia característica puede servir para indicar cuánto influyen las actividades de origen antropogénico en la estructura de una comunidad. Para obtener resultados que permitan hacer algún tipo de afirmación ecológica se deben utilizar diseños experimentales de contraste, diseñados específicamente para esta finalidad. En el presente estudio estas abundancias solamente serán tomadas como descriptivas y no para comparar cuán disturbados pueden estar los tres ambientes estudiados. Sin embargo, sería de gran utilidad en un futuro estudiar cómo se comportan los ensamblajes de Heteroptera ante diferentes disturbios que puedan generar las actividades humanas.

En Monte se encontraron cinco especies representadas por un solo ejemplar, estas fueron: *Harmostes (Harmostes) signoreti* Reed (Rhopalidae), *Lobepomis peltifera* Berg (Pentatomidae), *Lygaeus alboornatus* Blanchard (Lygaeidae), *Ochrimnus (Parochrimnus) somnus* Brailovsky (Lygaeidae) y *Myrmecozelotes* Sp1 (Miridae). En Estepa fueron cinco las especies con un solo ejemplar: *Nezara viridula* (Pentatomidae), *Phymata* Sp1 (Reduviidae), *Lygaeus alboornatus*, *Lyctocoris campetris* (Fabricius) (Anthocoridae) y *Phytocoris irroratus* Blanchard (Miridae). En Bosque solo se encontró una morfoespecie con un solo ejemplar, *Cericophanes* sp2 (Miridae).

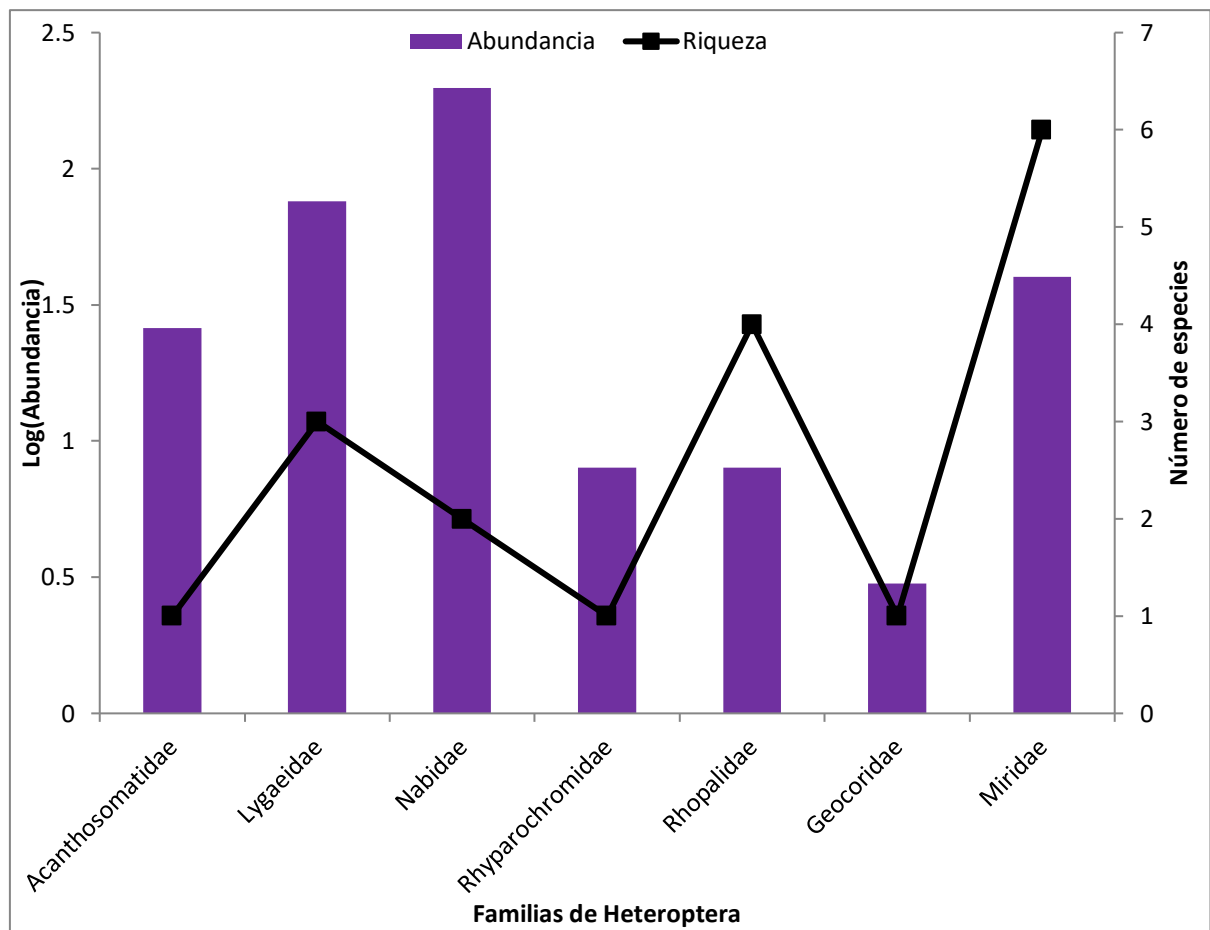
Cada ambiente presentó especies que fueron propias en el muestreo del presente estudio. Monte contó con 12 especies propias del ambiente, éstas fueron: *Euschistus (Euschistomorphus) longiceps* Berg (Pentatomidae), *Lobepomis peltifera* Berg (Pentatomidae), *Harmostes (Harmostes) signoreti*, *Myrmecozelotes* Sp. 1 (Miridae), *Athaumastus haematicus* (Stål) (Coreidae), *Atrachelus (Cinereus) crassicornis* (Burmeister) (Reduviidae), *Orius insidiosus* (Say) (Anthocoridae), *Cericophanes* Sp. 1 (Miridae), *Piezodurus guildinii* (Westwood) (Pentatomidae), *Harmostes (Neoharmostes) imitabilis*



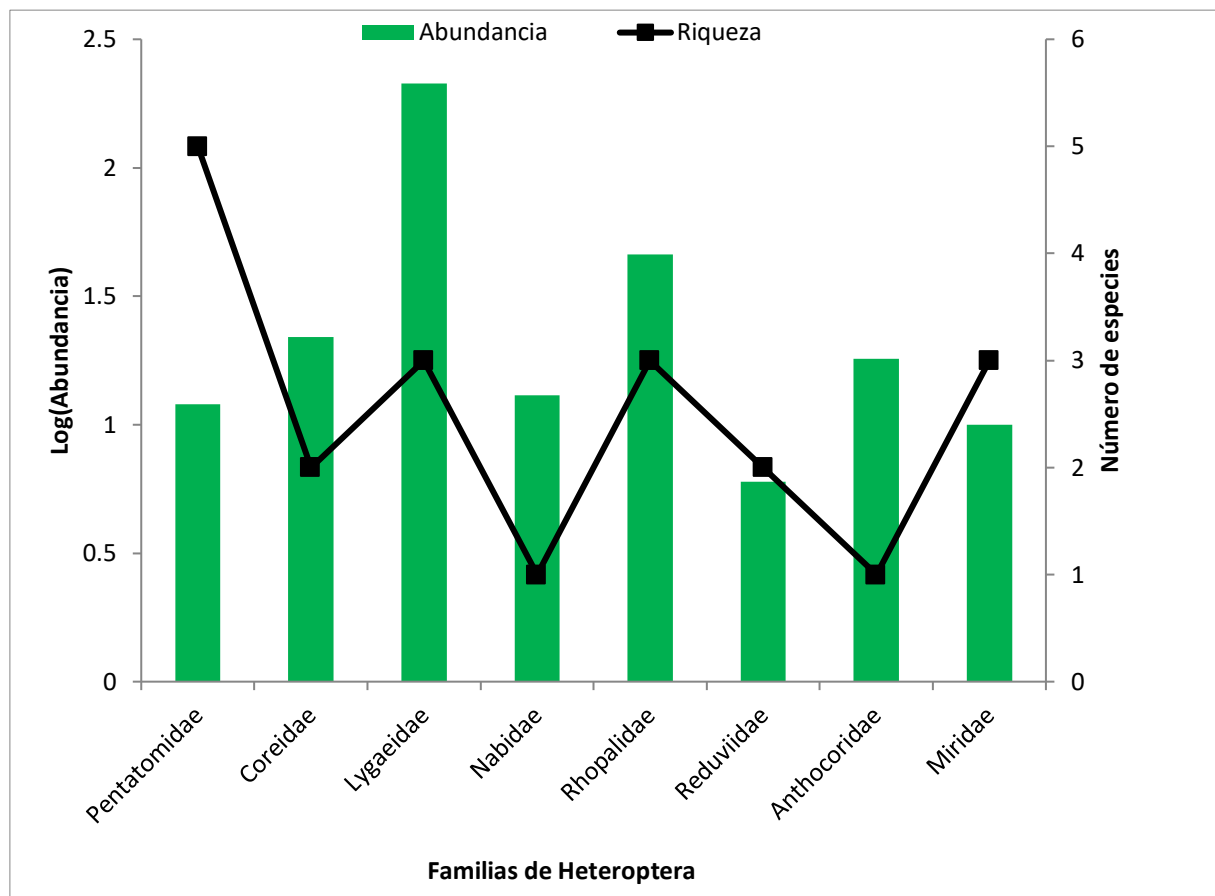
Harris (Rhopalidae), *Leptoglossus impictus* (Stål) (Coreidae), *Ochrimnus* (*Parochrimnus*) *somnus*. A su vez Monte compartió siete especies con Estepa: *Nezara viridula*, *Thyanta aeruginosa* Berg (Pentatomidae), *Nabis argentinus* Meyer-Dür (Nabidae), *Lygaeus alboornatus*, *Harmostes* (*Neoharmostes*) *procerus* Berg (Rhopalidae), *Phymata* Sp. 1. Estepa presentó solamente siete especies que no fueron registradas en los otros dos ambientes: *Xenogenus gracilis*, *Lyctocoris campetris*, *Orius* Sp.1 (Anthocoridae), *Phytocoris irroratus*, *Tuxenella* Sp. (Miridae) y *Proba* Sp. (Miridae). A su vez Estepa compartió con Bosque siete especies: *Nysius irroratus* (Spinola) (Lygaeidae), *Nabis punctipennis* (Blanchard) (Nabidae), *Liorhyssus hyalinus* (Fabricius) (Rhopalidae), *Geocoris callosus* Berg (Geocoridae), *Stenodema* Sp.1 (Miridae), *Xenogenus picturatum* Berg (Rhopalidae) y *Syzygitis poecilus* (Spinola) (Lygaeidae). Las especies propias de Bosque fueron ocho: *Phytocoris marmoratus* Blanchard (Miridae), *Cericophanes* Sp. 2, *Stenodema laolaonensis* Carvalho (Miridae), *Harmostes* (*Neoharmostes*) *confinis* Harris (Rhopalidae), *Sinopla perpunctata* Signoret (Acanthosomatidae), *Phytocoris irroratus*, *Nabis ashworthi* Faúndez y Carvajal (Nabidae) y *Bergidea polychroma* (Spinola) (Rhyparochromidae). Por último, Bosque compartió solamente una especie con Monte y que también lo hizo con Estepa, la especie fue *Nysius simulans*, especie más abundante de todo el muestreo.



**Figura IV. 7.** Abundancia ( $\text{Log}_{10}$ ) de las familias capturadas en Estepa.



**Figura IV. 8.** Abundancia (Log<sub>10</sub>) de las familias capturadas en Bosques.



**Figura IV. 9.** Abundancia (Log<sub>10</sub>) de las familias capturadas en Monte.

# **Capítulo V:**

## **Ensamblajes y su relación con el ambiente**

En el presente capítulo se explora la relación entre las variables ambientales estudiadas y el ensamble de Heteroptera terrestres en el área de estudio.

## Introducción

Entender la respuesta de los ensambles de insectos a cambios del ambiente es importante por diversos motivos, ya sea por la importancia de estos insectos como herbívoros y por constituir la mayor porción de biodiversidad del planeta (57% de las especies descritas, 1,75 millones) (Price 2002) o porque tienen un impacto significativo sobre la productividad, descomposición, ciclo de nutrientes y otros procesos del ecosistema (Andrew y Hughes 2005b). También, varias especies de insectos pueden ser plagas de cultivos, ocasionando pérdidas monetarias considerables, o bien, depredadores que puedan ser utilizados como controladores biológicos (Pérez-Hedo y Urbaneja 2014). Los ensambles proveen los fundamentos para entender los procesos que determinan cuáles y cuántas especies están presentes en un área determinada. Existen varias posturas respecto al o los estados al cual pueden llegar las comunidades, pero se centran en dos ideas principales. La primera sostiene que hay un partido de uno-a-uno entre el medio ambiente y la comunidad. En este caso, se descarta la importancia del orden histórico en el cual las especies invaden, si todas las especies tienen acceso a una misma comunidad, la composición debe converger hacia una única configuración en áreas con condiciones ambientales similares, es decir un único posible estado estable debido a la interacción directa de las especies y el ambiente (Chase 2003). Tal vez, es considerado un concepto fuera de uso o desactualizado, pero trabajos recientes aún siguen encontrando evidencia que apoyan esta idea (Louette *et al.* 2009). La segunda idea conceptual respecto a la dinámica de una comunidad es que diferentes secuencias históricas de las especies que colonizan un área pueden conducir a distintas composiciones finales de la comunidad, incluso cuando los ambientes de diferentes áreas son similares y todas las especies tienen acceso a estas áreas, lo cual se conoce como múltiples estados estables (Kraft *et al.* 2015). Si bien son dos conceptos mutuamente excluyentes, la idea que más perdura en el estudio de los ensambles de comunidades y su dinámica, es el filtro que impone el ambiente (Kraft *et al.* 2015). Ambos consideran importantes las características del ambiente como modelador de las comunidades. Algunos autores atañen el concepto de filtro ambiental a factores abióticos. En su esencia, el concepto se centra en la relación entre un organismo y el medio ambiente, se reconoce que no todos los organismos serán capaces de establecerse con éxito y persistir en todas las condiciones abióticas (Kraft *et al.* 2015). Pero agrupaciones filogenéticas en una comunidad puede ser el resultado tanto del filtrado del medio ambiente (factores abióticos), así como de procesos competitivos. Entonces, los cambios en la abundancia de especies en un territorio a menudo reflejan los cambios en ambos factores bióticos y abióticos (por ejemplo, el nicho realizado de una especie) en lugar de factores puramente abióticos (el nicho fundamental) (McGill *et al.* 2006). Es lógico pensar que la diversidad

funcional o diversidad de rol varía junto al ensamble y que la distribución global de la función aumenta hacia el ecuador, pero la diversidad funcional dentro de los trópicos a escala regional es mayor que la esperada dada su riqueza de especies. Esto es consistente con la hipótesis de filtrado por parte de factores abióticos. Entonces éstos tienen mayor influencia sobre los ensambles de las comunidades en climas templados (Swenson *et al.* 2012).

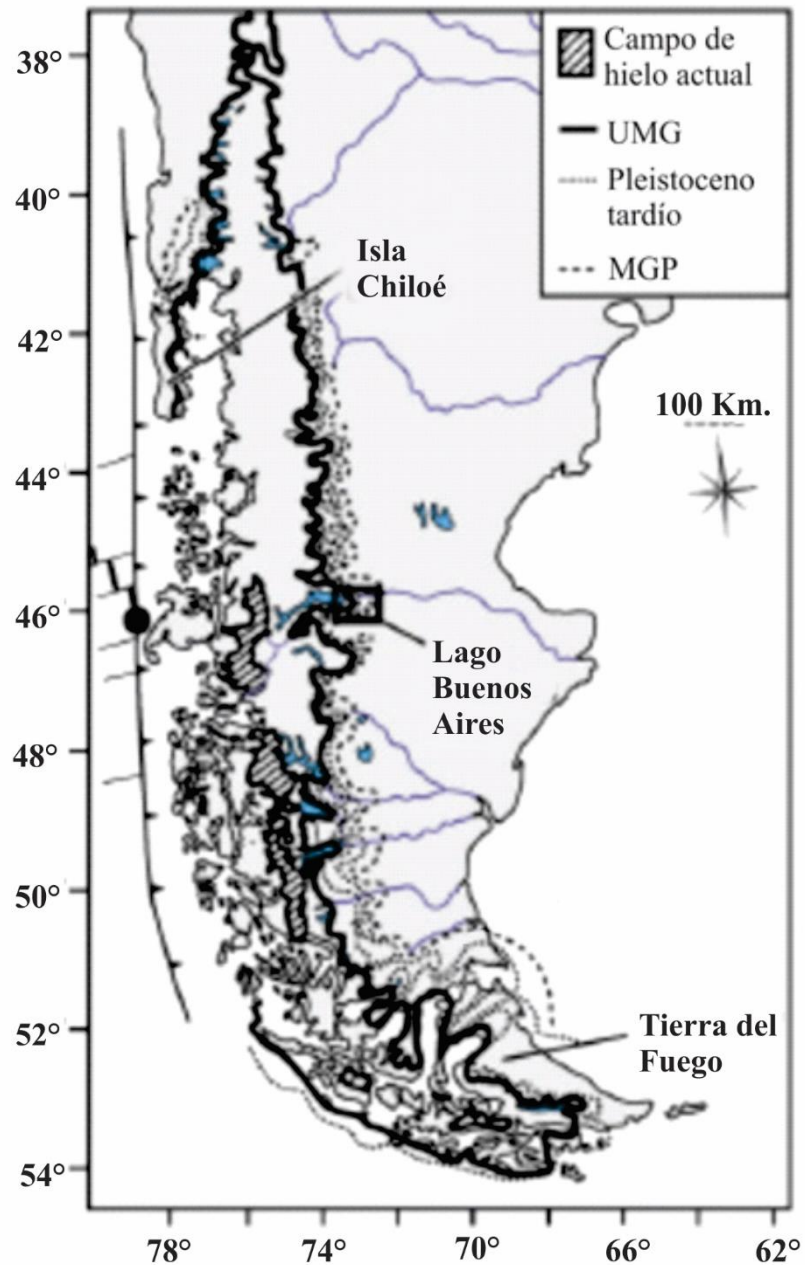
La idea que un grupo de sitios compartan ensambles similares refleja la historia en común, ya que el orden y el momento en que llegan las especies afectan la composición específica, entre otras características de una comunidad (Morin 1999; Fukami 2015). La agrupación de sitios basándose en las especies presentes y sus abundancias puede tener mayores implicancias que simplemente un agrupamiento de sitios con ensambles similares. La contingencia histórica es el efecto que tienen ciertos eventos que transcurrieron en el pasado sobre un ensamble (Fukami 2015). Por ejemplo, cambios ambientales durante el Cuaternario, en particular durante el último período glacial, impactaron sustancialmente los patrones de distribución de especies en todo el mundo (Hewitt 2004). Partiendo de la afirmación que las provincias fitogeográficas reflejan una historia en común, entonces si la composición de especies de Heteroptera está modulada por la contingencia histórica, los sitios de una misma provincia fitogeográfica deberán ser agrupados en base a su similitud en la composición específica. Roig-Juñent *et al.* (2001) sostienen que para considerar al Monte un área natural dos condiciones deben cumplirse: la primera, es la definición de sus límites, el rango de distribución de insectos es coincidente o no con la definición basada en plantas del Monte, y segundo, debe ser una zona homogénea donde todas las especies están ampliamente distribuidas o, si hay áreas naturales dentro del Monte, delimitadas por los patrones de distribución de especies endémicas. Basándonos en este razonamiento, si la composición de especies de sitios de diferentes provincias fitogeográficas es más parecida que la composición de especies de sitios de la misma provincia fitogeográfica, esto indicaría que no se cumple el primer supuesto. Por lo tanto, la composición específica se encuentra afectada por algún factor más importante que la contingencia histórica que está implícita en la provincia fitogeográfica.

La provincia fitogeográfica del Monte es considerada un área natural y además, con una historia evolutiva independiente de la región limítrofe del Chaco, pero más estudios son necesarios sobre esta provincia, por ejemplo la relación entre Monte y Estepa Patagónica (Roig-Juñent *et al.* 2001).

La Estepa y los Bosque han sido sometidos a diferentes eventos en los últimos millones de años, como por ejemplo orogenia (elevación de los Andes), vulcanismo, glaciaciones cíclicas y las fluctuaciones concurrentes del nivel del mar a lo largo de varias cuencas de la costa atlántica (Rabassa

2008; Ramos y Ghiglione 2008). Las glaciaciones que afectaron a la Patagonia durante el Mioceno tardío hasta el Holoceno fueron una serie de episodios de glaciación, el que más se expandió hacia el área que hoy comprende la Estepa Patagónica fue la Mayor Glaciación Patagónica (GPG, Greatest Patagonian Glaciation, de sus siglas en inglés) y aún así, solamente comprendió pocos kilómetros del límite oeste de la Estepa Patagónica (Singer *et al.* 2004; Rabassa 2008; Kaplan *et al.* 2009) (Figura V. 1). Pero estas glaciaciones, acompañadas de cambio climáticos fríos, generaron expansiones de la Estepa hacia el norte, junto con la diagonal árida, permitiendo que especies patagónicas se desplazaran más hacia el norte y luego en los períodos interglaciares se produjeron retracciones de las distribuciones de estas especies como consecuencia del movimiento de la diagonal árida hacia el sur (Mancini *et al.* 2005). La elevación de Los Andes en el Mioceno en el área oeste de la Patagonia, más precisamente en los Bosques, también tuvo un fuerte efecto sobre esta región, así como sobre la Estepa y Monte, ya que la elevación fue suficiente como para generar un gradiente decreciente en las precipitaciones hacia el este (Mpodozis y Ramos 1989; Cosacov *et al.* 2010). El mar también influyó sobre esta área, durante el mioceno gran parte de la Argentina se encontraba bajo agua marina, “Mar Entrerriense o Paranense” (Figura V. 2). Esta transgresión marina afectó principalmente la región centro y norte del este de Argentina, pero también el este del norte de la Patagonia (Del Río 2000, 2003), prácticamente sobre el área que en la actualidad se distingue como Monte Austral propuesto por Roig-Juñent *et al.* (2001). Esta cuenca que cubrió gran parte del monte austral se denomina “Cuenca del Colorado”, poseía aguas templadas con un gradiente creciente de norte a sur y la presencia de la proto-corriente cálida Brasileña generó un calentamiento de las aguas en el norte de Patagonia (Del Río 2003). Estos eventos influyeron sobre las tres provincias fitogeográficas en el área de estudio, pero en forma diferentes y es por esto que se considera que cada provincia fitogeográfica presenta una contingencia histórica diferente.





**Figura V. 1.** Mapa de la posición y la distribución de la capa de hielo de la Patagonia durante el Pleistoceno. MGP: Mayor Glaciación Patagónica. UMG: Último máximo glacial. Extraído de Singer *et al.* (2004).



**Figura V. 2.** Transgresión “entrerriense” en la República Argentina. Extraído de Del Río (2003).

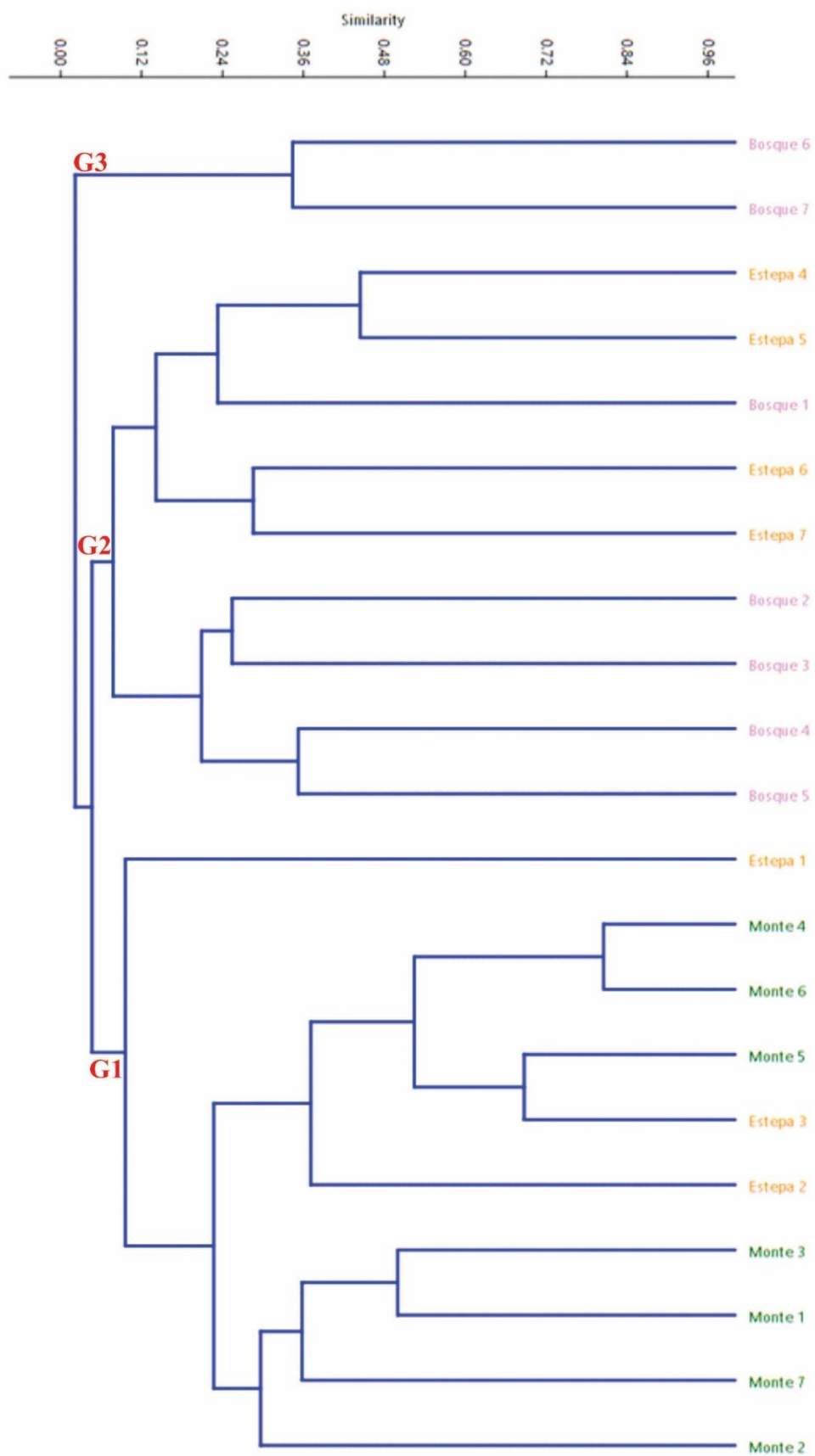
## Resultados y discusión

### Identificación de sitios con los conjuntos de ensambles de especies similares

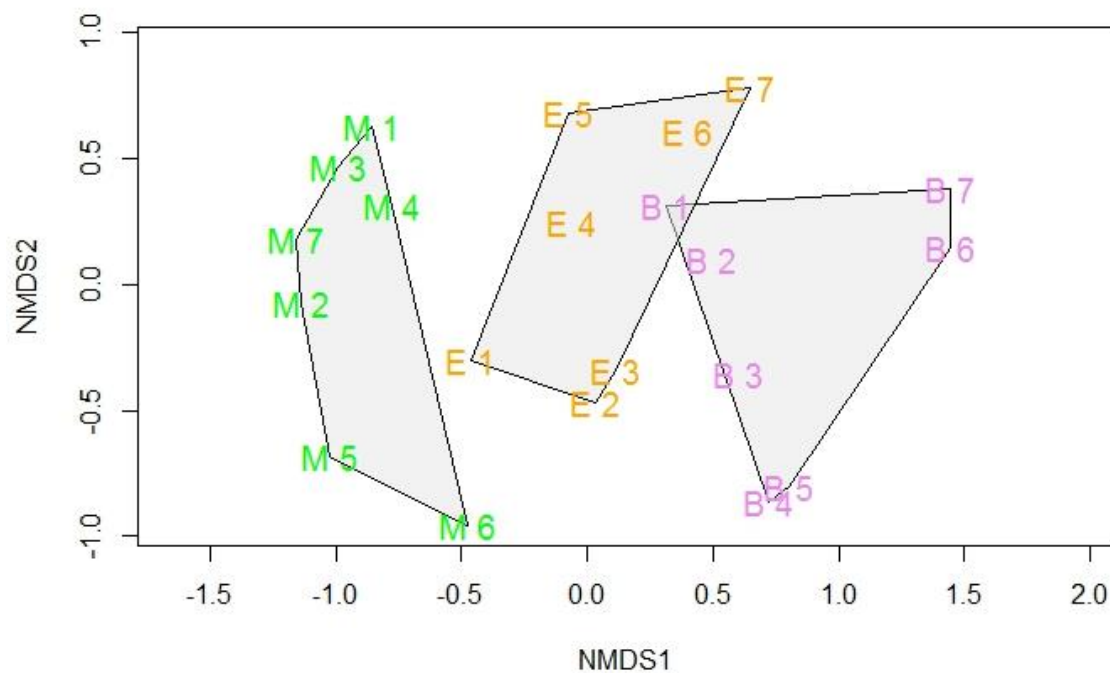
El análisis de clúster basado en el índice de Bray-Curtis agrupó los sitios en tres grandes grupos, los cuales serán denominados: **G1** (incluye los puntos M1, M2, M3, M4, M5, M6, M7, E1, E2 y E3), **G2** (E4, E5, E6, E7, B1, B2, B3, B4 y B5) y **G3** (B6 y B7) (Figura V. 3). Esta agrupación es congruente con el gráfico biplot obtenido en el análisis de correspondencia canónica, además esta agrupación fue significativa basada en el análisis de Anosim (Tabla V. 1). Se comparó esta agrupación contra sitios agrupados en función de las provincias fitogeográficas (Tabla V. 2). Si bien ambas agrupaciones fueron significativas, el mayor valor de R se obtuvo para la agrupación según el análisis de clúster indicando que tuvo una mayor separación entre los factores. Es decir, la agrupación G1, G2 y G3 tuvo mayor separación que la agrupación de sitios por provincia fitogeográfica. También, el análisis NMDS (Stress= 0,1374) mostró problemas para diferenciar los sitios pertenecientes a la misma provincia fitogeográfica (Figura V. 4) a diferencia de agrupar los sitios como G1, G2 y G3 (Figura V. 5). Entonces hay una clara distinción en la composición taxonómica entre los grupos G1, G2 y G3, no siendo de igual forma para las provincias fitogeográficas.

Cuando se realizan agrupaciones, no solamente se deben buscar las significancias en éstas, también cuánto explican dichas agrupaciones, es decir, la variabilidad en la variable de interés. Los resultados obtenidos permiten agrupar significativamente los sitios en base a su composición específica entre sitios de una misma provincia fitogeográfica, pero cuando los sitios se agrupan según el análisis de clúster permiten obtener un mayor valor de R, sugiriendo que la contingencia histórica no es el factor que más influye, sino que hay otro factor más importante que es percibido por los Heteroptera y que influye en la composición específica ante un gradiente geográfico en el Norte de la Patagonia. *Nysius simulans* aportó entre el 40 y 50 % de la disimilitud en el grupo de sitios “G1” contra los dos restantes (Tabla V. 3; Tabla V. 4). En la diferenciación entre G2 y G3 las especies que aportaron hasta un 80 % de la disimilitud presentan una distribución cuyo límite norte de su distribución corresponde al área de estudio (Tabla V. 5.). Estudios sobre la composición de artrópodos entre Monte y Puna Andina central Seca determinaron que la composición específica era diferente, en otras palabras, cada ecoregión presentó una única comunidad de artrópodos epígeos (González Reyes *et al.* 2012). Tal vez, los resultados sean diferentes debido a las latitudes, la escala y el grano que se utilizó en el estudio, por ejemplo, factores como la temperatura no son tan variables y sí lo es la cobertura vegetal, que sería un factor que cambia a escala más pequeña. Casualmente esta última fue el factor más importante para explicar estas diferencias en la composición específica de artrópodos en Monte y

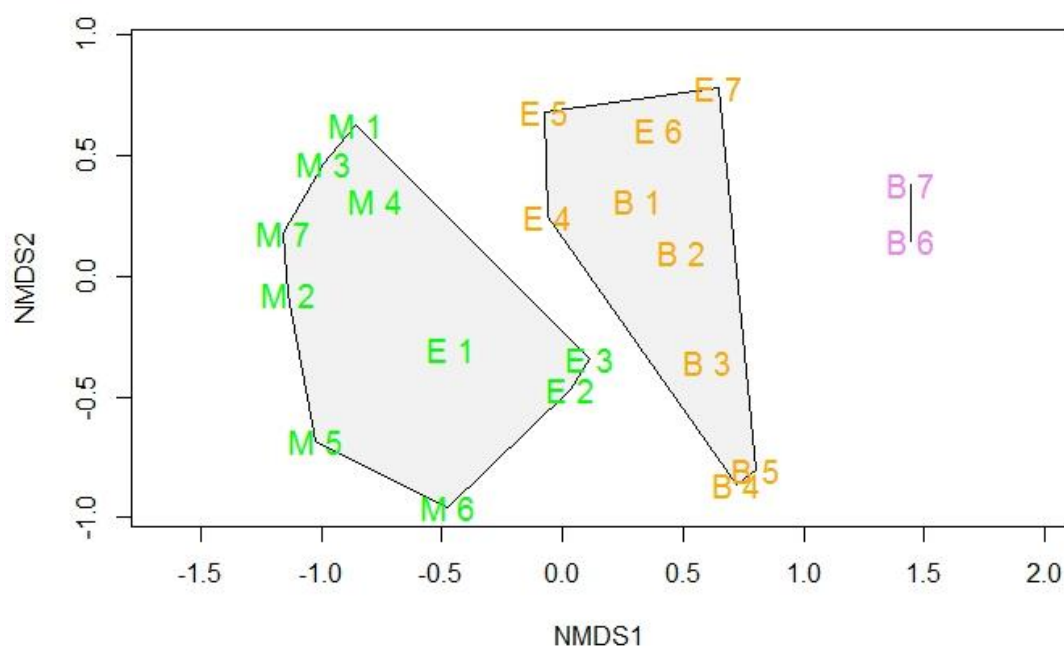
Puna Andina Central Seca (González Reyes *et al.* 2012). Pall (2015) realiza un ordenamiento de sitios basándose en la composición específica de Heteroptera y los sitios se ordenaron significativamente respondiendo a las provincias fitogeográficas de Monte, Espinal y Pampeana, el único detalle es que no se llevó a cabo un análisis de clúster y solamente se testeó si era significativo el ordenamiento de los sitios según la distancia en la composición específica para verificar cuál agrupamiento explicaba mejor la variación de la composición específica, por lo tanto no se podrá saber si hay otra explicación de la composición. Como bien señalan Roig-Juñent *et al.* (2001), el conocimiento actual de los insectos del Monte es todavía demasiado escaso para permitir estudios comparativos completos, por ejemplo, entre Monte y Chaco o Monte y Estepa. Un estudio más exhaustivo de la biodiversidad del Monte requerirá la colaboración entre varios equipos de investigación. Considero que esta idea puede ser aplicable al resto de las provincias fitogeográficas de la Patagonia Argentina.



**Figura. V. 3.** Análisis de clúster mediante el índice de Bray-Curtis.



**Figura V. 4.** Escalamiento multidimensional no métrico agrupados por provincia fitogeográfica. Naranja: sitios de Estepa, Verde: sitios de Monte. Violeta: sitios de Bosque.



**Figura V. 5.** Escalamiento multidimensional no métrico agrupados por sitios según el análisis de clúster. Naranja: sitios de Estepa, Verde: sitios de Monte. Violeta: sitios de Bosque.

**Tabla V. 1.** ANOSIM de Bray-Curtis test de grupos según análisis de clúster. Mitad superior de la tabla muestra los p-valores de las comparaciones y mitad inferior valores de R.

	G1	G2	G3
G1		0.0001	0.0443
G2	0.66		0.0540
G3	1	0.5150	

R= 0.7028

P-valor= 0.0001

Permutaciones= 99999

**Tabla V. 2.** ANOSIM de Bray-Curtis entre provincias fitogeográfica. Mitad superior de la tabla muestra los p-valores de las comparaciones y mitad inferior valores de R.

	Monte	Estepa	Bosque
Monte		0.0135	0.0021
Estepa	0.3596		0.0042
Bosque	0.8105	0.3848	

R Global= 0.5369

P-valor= 0.0001

Permutaciones= 99999

**Tabla V. 3.** Resultados del análisis SIMPER donde se aprecian las especies que más contribuyeron a las diferencias entre los grupos G1 y G2 en el clúster y NMDS de la riqueza de especies de Heteroptera.

Taxon	% de contribución	% acumulado
<i>Nysius simulans</i>	48.21	48.21
<i>Nabis punctipennis</i>	12.4	60.61
<i>Harmostes (Neoharmostes) procerus</i>	6.755	67.37
<i>Nysius irroratus</i>	4.279	71.65
<i>Araucanocoris sp.</i>	4.013	75.66
<i>Liorhyssus hyalinus</i>	2.718	78.38
<i>Xenogenus gracilis</i>	2.554	80.93

Las especies se enuncian en orden de su contribución a la diferencia aportada.

**Tabla V. 4.** Resultados del análisis SIMPER donde se aprecian las especies que más contribuyeron a las diferencias entre los grupos G1 y G3 en el clúster y NMDS de la riqueza de especies de Heteroptera.

Taxon	% de contribución	% acumulado
<i>Nysius simulans</i>	39.77	39.77
<i>Nabis ashworthi</i>	14.33	54.1
<i>Sinopla perpunctata</i>	9.893	63.99
<i>Syzygitis poecilus</i>	7.924	71.91
<i>Harmostes (Neoharmostes) procerus</i>	4.915	76.83
<i>Bergidea polychroma</i>	4.119	80.95
<i>Nysius simulans</i>	39.77	39.77

Las especies se enuncian en orden de su contribución a la diferencia aportada.

**Tabla V. 5.** Los resultados del análisis SIMPER donde se aprecian las especies que más contribuyeron a las diferencias entre los grupos G2 y G3 en el clúster y NMDS de la riqueza de especies de Heteroptera.

Taxon	% de contribución	% acumulado
<i>Nabis ashworthi</i>	23.03	23.03
<i>Nabis punctipennis</i>	15.14	38.17
<i>Sinopla perpunctata</i>	14.63	52.8
<i>Syzygitis poecilus</i>	12.45	65.24
<i>Bergidea polychroma</i>	7.013	72.26
<i>Nysius irroratus</i>	4.795	77.05
<i>Phytocoris irroratus</i>	4.652	81.7

Las especies se enuncian en orden de su contribución a la diferencia aportada.



## Relación entre ambiente y composición específica

La variación espacial de los ensambles de Heteroptera fue espacialmente estructurada y se asocia con la variación en las variables ecológicas significativas a través del norte de la Patagonia Argentina. En otras palabras, las variables respuestas (composición específica de Heteroptera) están significativamente relacionadas con las variables explicativas (bio2, bio3, y bio4) (Tabla V. 6). Este estudio sugiere una supremacía de la hipótesis de limitación térmica sobre la hipótesis de productividad primaria. El primer modelo “bio3 + bio2 + bio4 + tmin4” propuesto consta de cuatro variables bio3 + bio2 + bio4 + tmin4. Posteriormente, cuando se testeó la significancia de estas variables bio3, bio2 y bio4 fueron significativas y tmin4 no lo fue (Tabla V. 7). Este modelo explica un 34,84 % de la variabilidad total, dejando un 65,16 % sin explicar. Los valores propios (Eigenvalues) de cada eje fueron para CCA1= 0,76 y para CCA2= 0,54. El eje CCA1 explica el 45,10 % de la variabilidad total explicada por el análisis de correspondencia canónica. Mientras, que el eje CCA2 explica el 29,05 % de la variabilidad. Los dos ejes juntos explican un 74,15 % de la variabilidad contraída (variación de la relación entre el ensamble y el ambiente). El eje ACC1 mostró un gradiente ambiental creciente de bio3 (coeficiente de correlación  $r = 0,90$ ) y decreciente de bio4 ( $r = -0,87$ ) que da cuenta de la separación entre los conjuntos de especies de Heteroptera en el área de estudio (Figura V. 6). Esta separación se corresponde también con el análisis de clúster en función de distancia de Bray-Curtis (Figura V. 3). El segundo eje mostró un gradiente ambiental decreciente de bio2 ( $r = -0,85$ ). A diferencia del primer eje, el segundo eje no mostró un agrupamiento de los sitios (Figura V. 6) congruente con los agrupamientos según el análisis de clúster (Figura V. 3) ni al agrupamiento del ordenamiento NMDS (Figura V. 5). El ensamble del “G1” se asocia con un incremento de bio4 y decrecimiento de bio3. El ensamble “G2” y “G3” se encuentra asociado a un decrecimiento de bio4 y un incremento de bio3 (Figura V. 6). El resultado del análisis de correspondencia canónica mostró que la variable bio4 fue la más importante del modelo ( $R^2 = 0,95$ ), es decir, este es el factor determinante en la variación geográfica de ensambles de Heteroptera en el norte de la Patagonia Argentina (Figura V. 6; Tabla V. 7). La variable bio3 es la sigue en importancia ( $R^2 = 0,91$ ). Es conocido que la temperatura modifica el comportamiento, desarrollo, dispersión, abundancia, etc. de insectos, por ejemplo, *Nezara viridula* puede entrar en estado de diapausa en invierno debido a bajas temperaturas (Todd 1989). Sin embargo, cerca de la línea ecuatorial, las poblaciones de esta especie es posible que carezcan de diapausa como tal, en la India y el sur de Brasil se observan niveles bajos de reproducción durante los meses o semanas más frías (Musolin 2012). Sin embargo, la diapausa en adulto puede terminar de forma espontánea bajo condiciones de laboratorio de día corto (pocas horas

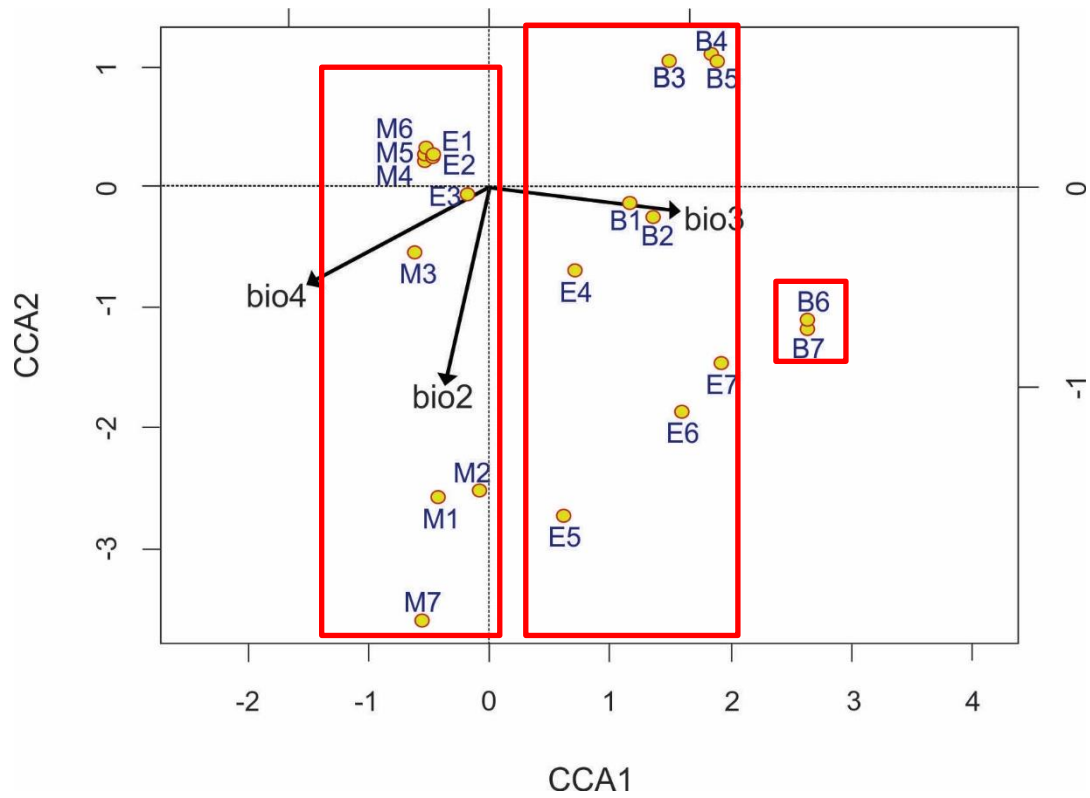
luz) y sin ningún tratamiento precedente de baja temperatura, pero esto ocasiona que la terminación de la diapausa y el inicio de la reproducción estén mal sincronizados (Musolin *et al.* 2007).

Si bien, no hay estudios realizados en los que se intente determinar o comprender el proceso y motores generadores de cambios en comunidades o composición de ensambles de Heteroptera en Patagonia, algunos autores han estudiado el comportamiento de la riqueza, grupos funcionales y ensambles en diferentes taxones de insectos en el noroeste Patagónico, particularmente en la transición de Estepa Patagónica a Bosques Andino-Patagónicos. Fergnani *et al.* (2010) determinaron que las variables más importantes en la explicación de la variabilidad de la riqueza de Formicidae, están relacionadas con la hipótesis de productividad primaria, pero no en forma directa sino en forma complementaria, ya que las variables de productividad de las plantas y las precipitaciones tuvieron un impacto más fuerte sobre la riqueza de las hormigas. Además, la variación de la heterogeneidad de hábitats y el impacto por el uso de ganado fueron secundarios. La variación local de la temperatura máxima diaria es un factor determinante de la riqueza de especies de hormigas a través de la transición Subantártida-Estepa Patagónica, pero aparentemente no el más importante (Fergnani *et al.* 2010, 2012). Werenkraut *et al.* (2015) refuerzan la idea que la temperatura es un importante y determinístico factor para explicar altos porcentajes en la variación de la riqueza, pero estos porcentajes de explicación se encontraban compartidos con el tipo de vegetación asociados a diferentes tipos de montañas. Cabe destacar que estas variables fueron factores de importancia para explicar la variabilidad de la riqueza. La cubierta de copas de árboles explica la mayor proporción de la varianza en la composición taxonómica de hormigas a través del ecotono de la Estepa Patagónica y los Bosques Andino-Patagónicos (Werenkraut *et al.* 2015). Sin embargo, la temperatura es otra variable que contribuye al mantenimiento de las diferencias locales en la composición de especies de hormigas y en las zonas donde se percibió una mayor ocupación de hormigas en Estepa Patagónica fue justamente donde las mediciones de las temperaturas promedio diarias a nivel del suelo fueron máximas (70 °C aproximadamente) (Fergnani *et al.* 2012). A su vez, los efectos de la productividad primaria medidos indirectamente a través de la cobertura vegetal son importantes para comprender la variación en la abundancia de los escarabajos, lo que favorece la hipótesis que la productividad primaria y el desajuste térmico puede operar localmente a través de la variación en la amplitud térmica diaria en la Estepa Patagónica (Ruggiero *et al.* 2009; Werenkraut y Ruggiero 2013). Por lo tanto, según la bibliografía consultada, se puede concluir que variables relacionadas con la productividad primaria o la estructura de la vegetación explican la variación en la composición de escarabajos y hormigas. La temperatura pareciera jugar un rol local como factor explicativo en los cambios de abundancia y riqueza en hormigas y coleópteros. Debido a esto, en el presente trabajo se construyó un segundo

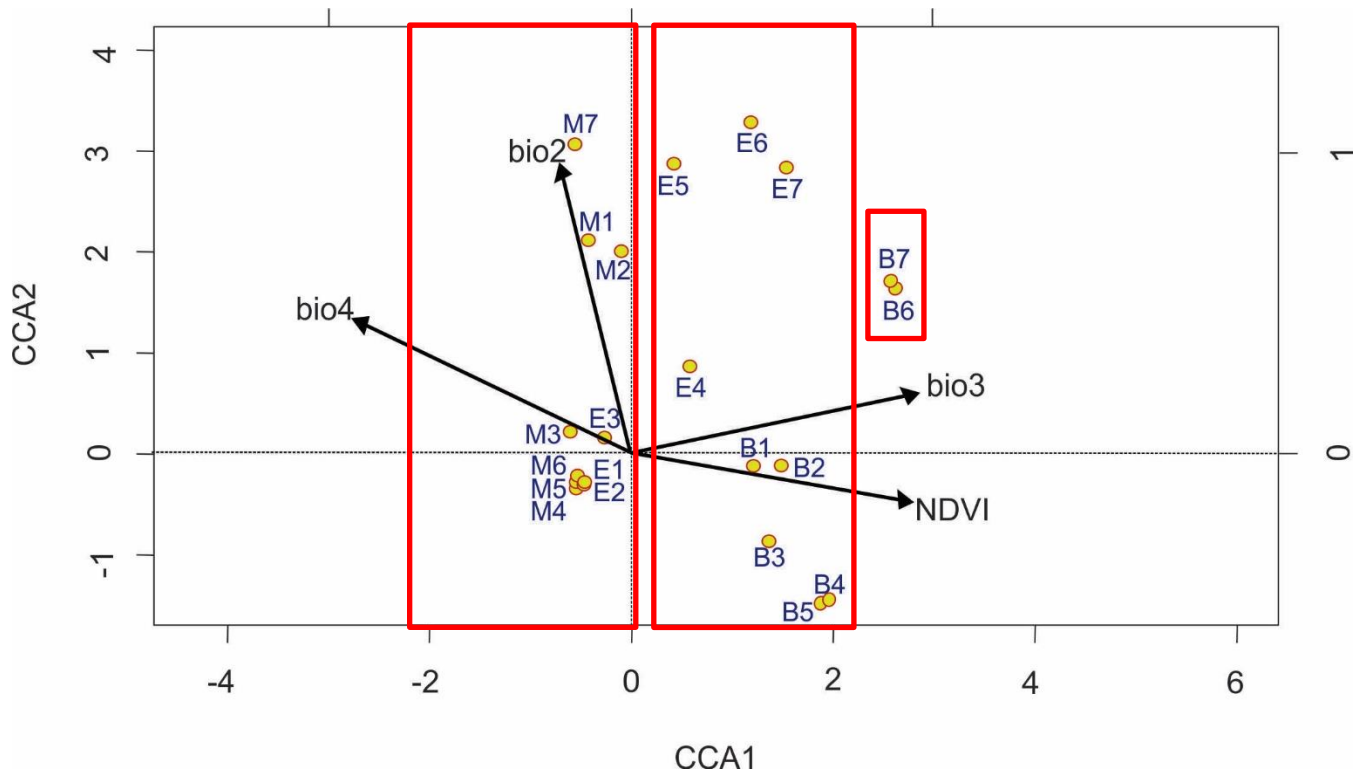
modelo y se incluyó la variable NDVI (variable vinculada a la hipótesis de productividad primaria). La ausencia de esta en el primer modelo propuesto no fue por falta de significancia, sino porque la selección de las variables mediante la función “step” en el paquete “Vegan” se realiza en base a la selección por AIC, o sea la selección del modelo se basa en la incorporación de variables que proporcionen un alto porcentaje de explicación de la variable respuesta. Si dos variables explicativas están correlacionadas se seleccionará la que más explicación aporte. Entonces, el segundo modelo incluye al NDVI como una de las variables explicativas, pero el porcentaje de explicación que provee el modelo de la variabilidad del ensamble de Heteroptera es prácticamente el mismo. En el segundo modelo las variables respuestas (composición específica de Heteroptera) están significativamente relacionadas con las variables explicativas (bio2, bio3, bio4 y NDVI) (Tabla V. 8). Este modelo explica un 39,50 % de la variabilidad total, dejando un 60,56 % sin explicar. Los valores propios (Eigenvalues) de cada eje fueron para CCA1= 0,90 y para CCA2= 0,58. El eje CCA1 explica el 40,20 % de la variabilidad total explicada por el análisis de correspondencia canónica. Mientras que el eje CCA2 explica el 25,81 % de la variabilidad. La sumatoria de los dos ejes explica el 66,01 % de la variabilidad contraída (variación de la relación entre el ensamble y el ambiente). A pesar de que el segundo modelo incrementó levemente el porcentaje de variabilidad del ensamble explicado, esta explicación se reparte en más ejes contraídos y es por esto que los ejes CCA1 y CCA2 explican menor porcentaje que los del primer modelo. El eje CCA1 mostró un gradiente ambiental creciente de bio3 (coeficiente de correlación,  $r = 0,89$ ), creciente de NDVI ( $r=0,87$ ) y decreciente de bio4 ( $r = -0,86$ ) que da cuenta de la separación entre los conjuntos de especies de Heteroptera en el área de estudio (Figura V. 7). Esta separación se corresponde también con el análisis de clúster en función de distancia de Bray-Curtis (Figura V. 3). El segundo eje mostró un gradiente ambiental creciente de bio2 ( $r = 0,82$ ). El ensamble del “G1” se asocia con un incremento de bio4 y, decrecimiento de bio3 y NDVI. El ensamble “G2” y “G3” se encuentra asociado a un decrecimiento de bio4 y un incremento de bio3 y NDVI (Figura V. 7). En el segundo modelo fue significativo (Tabla V. 8) y la variable bio4 fue la más importante ( $R^2= 0,922$ ) aunque la diferencia con la variable bio3 ( $R^2= 0,920$ ) no fue tan grande como en el primer modelo. La variable NDVI ( $R^2=0,878$ ) no fue la más importante pero los  $R^2$  son muy próximos, esto sugiere que la hipótesis de limitación térmica es levemente más importante respecto a la variación geográfica de los ensambles de Heteroptera en el norte de la Patagonia Argentina (Tabla V. 9). Aún así, es importante remarcar que ambas hipótesis parecen ser importantes en la explicación de estos cambios en los ensambles de Heteroptera en el norte de la Patagonia Argentina. Es importante resaltar que existe un 65,16 % de la variabilidad sin explicar, que probablemente esté explicada por factores que puedan ser apreciados con estudios de grano fino y escala pequeña. Estudios realizados en Suiza en ambientes naturales y seminaturales, concluyeron

que la estructura vegetal y la abundancia de flores fueron los factores más relevantes para explicar la variación en la composición de especies de Heteroptera (Zurbrügg y Frank 2006). Kőrösi *et al.* (2011) determinaron que la altura de los pastizales del centro de Hungría es también un factor significativo e importante. En los estudios anteriores las variables de relevancia en la explicación de la composición de Heteroptera fueron todas relacionadas a la vegetación, además de que no incluyen variables relacionadas con la hipótesis de limitación térmica en el modelo, tal vez porque la escala que han utilizado es pequeña como para encontrar diferentes temperaturas en una variación geográfica tan pequeña. Sería importante utilizar factores como estructura de la vegetación y abundancia de flores en forma aditiva a la temperatura ya que de esta forma se puede lograr obtener porcentajes más altos de explicación en futuros modelos. A escala continental el ambiente puede comportarse como filtro permitiendo que solamente coexistan especies morfológicamente similares cerca de los límites de la distribución de Triatominae (Heteroptera) y estos cambios se encuentran asociados con cambios de factores ambientales y de esta forma afectar la estructuración de los ensambles de especies cerca de sus límites distribucionales (Fergnani *et al.* 2013). Estas conclusiones son congruentes en ciertos aspectos con los resultados obtenidos en el presente estudio. Varios ejemplares de especies capturadas en el área de estudio, principalmente en Monte y Estepa, se encontraban en los límites de su distribución y a su vez, el análisis de correspondencia canónica determinó que la variación de temperatura influye en la estructuración de la composición de Heteroptera. Las especies *Xenogenus picturatum*, *Xenogenus gracilis* tienen como límite sur de su distribución geográfica centro y norte de la provincia de Chubut (Diez y Coscarón 2015), al igual que *Leptoglossus impictus*, donde el norte de la provincia de Chubut es el límite sur de su distribución (Diez *et al.* 2016). Para *Orius insidiosus* las provincias de Río Negro y Neuquén son el límite sur de su ocurrencia (Carpintero 2002). El registro que marca el límite más austral de *Atrachelus (cinereus) crassicornis* fue para la provincia de Buenos Aires (Melo *et al.* 2004) y en el presente estudio se lo registra en el norte de Río Negro. Para *Athaumastus haematicus* el límite sur fue el norte de la provincia de Neuquén hasta norte del país (Rizzo 1976; Pall y Coscarón 2013)). Para *Lygaeus alboornatus* las provincias de Río Negro y Neuquén son el límite de su presencia (Dellapé 2014), para *Nabis argentinus* la provincia de Río Negro (Cornelis y Coscarón 2013), para *Nezara viridula* Río Negro (Grazia y Schwertner 2008), para *Thyanta aeruginosa* Neuquén y Río Negro (Dellapé *et al.* 2015) y para *Piezodurus guildinii* la provincia de Buenos Aires, aunque a este último, en el presente trabajo se lo capturó en el norte de Río Negro (Dellapé *et al.* 2015). El área de estudio fue el límite norte de especies como *Sinopla perpunctata* Neuquén (Dellapé 2016), *Syzygitis poecilus* Sur de Neuquén y Suroeste de Río Negro (Dellapé 2014), *Nabis punctipennis* Sur de Neuquén y Sur oeste de Río Negro, *Stenodema laolaonensis*. Por lo tanto, el norte de la Patagonia fue el límite de la distribución tanto norte como

sur de prácticamente la mayoría de las especies que fueron colectadas y la hipótesis de limitación térmica fue predominante sobre la variabilidad de la composición de Heteroptera.



**Figura V. 6.** Ordenamiento de Análisis de Correspondencia Canónica (Biplot) de la relación entre la variación de la composición específica de Heteroptera y las variables climáticas del primer modelo. Las flechas indican la magnitud y la dirección del cambio de la variable ambiental significativas ( $P < 0,05$ ) que explican los cambios de la composición de ensamble de Heteroptera.



**Figura V. 7.** Análisis de Correspondencia Canónica (Biplot) de la relación entre la variación de la composición de Heteroptera y las variables climáticas del segundo modelo. Las flechas indican la magnitud y la dirección del cambio de la variable ambiental significativas ( $P < 0,05$ ) que explican los cambios de la composición de ensamble de Heteroptera, excepto NDVI ya que no fue significativa.

**Tabla V. 6.** Significancia del primer modelo asumido.

Grados de libertad	Chi <sup>2</sup>	F	Pr(>F)
4	2.4072	2.9238	0.001

**Tabla V. 7.** Significancia de las variables utilizadas en el primer modelo reducido. Color rojo valor significativo para la variable.

Variables	CCA1	CCA2	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
bio3	0.98337	-0.18163	0.9169	0,000001
bio2	-0.16774	-0.98583	0.8708	0,000004
bio4	-0.92344	-0.38374	0.9513	0,000001
tmin4	0.91679	-0.39936	0.2469	0.240900

**Tabla V. 8.** Significancia del segundo modelo asumido.

Grados de libertad	Chi <sup>2</sup>	F	Pr(>F)
4	2.2516	2.6113	0.001

**Tabla V. 9.** Significancia de las variables utilizadas en el segundo modelo reducido. Color rojo valor significativo para la variable.

Variables	CCA1	CCA2	r2	Pr(>r)
bio3	0.96978	0.24397	0.9206	0,000001
bio2	-0.19448	0.98091	0.8402	0,000016
bio4	-0.93958	0.34233	0.9227	0,000001
NDVI	0.99600	-0.08931	0.8787	0.000059



# **Capítulo VI:**

# **Conclusiones**

**En éste capítulo se dan a conocer las conclusiones obtenidas a partir de los objetivos y las hipótesis testeadas.**

- Se logró un buen inventario de Heteroptera terrestres en el área de estudio, alcanzando un 87% de completitud. La metodología utilizada en el presente estudio fue eficiente como para lograr, en ambientes estructuralmente diferentes comprendidos en las provincias fitogeográficas de Monte, Estepa y Subantártica, un inventario con alta completitud.
- La contingencia histórica no fue un factor determinante en la composición específica de los Heteroptera en el norte de Patagonia Argentina. Esto se vio a través de los agrupamientos de los sitios según su composición específica, los cuales no fueron consecuentes con las provincias fitogeográficas que componen esta área. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de Contingencia Histórica como un factor fuertemente influyente en la composición específica.
- La hipótesis de productividad: postula que áreas con mayor productividad primaria favorece un aumento en la riqueza y abundancia de las especies (Kaspari *et al.* 2000). Por ello, afecta la composición específica de Heteroptera terrestres. La productividad primaria fue medida como el índice de NVDI. En el análisis de correspondencia canónica no fue una variable de importancia para explicar los cambios en el ensamble del área estudiada. Por lo tanto, esta hipótesis es rechazada. Tal vez sea un modulador de los ensambles cuando se tienen en cuenta escalas geográficas pequeñas y grano fino en las variables predictivas, pero esto sería una perspectiva diferente al tema abordado en esta tesis.
- La hipótesis de limitación térmica: propone que la temperatura influye sobre el desarrollo del insecto, el crecimiento y el comportamiento del insecto, lo cual regula la abundancia y riqueza de los conjuntos de especies (Kaspari *et al.* 2000; Kaspari *et al.* 2015). Por ello, también afecta la composición específica de Heteroptera terrestres. Los resultados obtenidos mediante el análisis de correspondencia canónica sumados al análisis de agrupamiento basado en la composición de especies sugieren que la variación de la temperatura filtra las especies incapaces de hacer frente a estos cambios y es el principal modulador de la composición específica a través de una variación espacial en el norte de la Patagonia Argentina.

Es necesario ubicar los resultados de este estudio dentro de un contexto de conservación debido a que la riqueza y la composición de una comunidad de Heteroptera pueden tomarse como un reflejo de la biota presente en el área de estudio. Sobre la base de las especies capturadas en los muestreos no sería

conveniente diseñar una reserva ecológica teniendo como argumento los endemismos presentes, ya que la mayoría de las especies capturadas son de amplia distribución y el valor de conservación de las poblaciones marginales o periféricas es discutible. Sus características ecológicas, la dinámica y los requisitos de conservación difieren de las poblaciones en otras partes del rango de su distribución, y por lo tanto algunas de las prácticas de conservación comúnmente recomendadas podrían ser de poca utilidad o incluso contraproducentes para las poblaciones de latitudes altas (Hampe y Petit 2005). Por ejemplo, la mejora de la conectividad del paisaje es comúnmente considerado esencial para permitir que las especies se ajusten a los cambios climáticos modificando sus distribuciones geográficas, pero sería de poca utilidad en los bordes de su distribución, e incluso podría ser contraproducente, si se incrementa la competencia con las poblaciones de los alrededores (Guo *et al.* 2005) o promueve la invasión (Hampe y Petit 2005). Por lo tanto, las medidas específicas de conservación tendrán que ser identificadas de manera efectiva para preservar estas poblaciones relictas en las latitudes altas (Hampe y Petit 2005). Sin embargo, el norte de la Patagonia es un área de suma importancia y relevante para representar la variación adaptativa en especies individuales, ya que las poblaciones marginales son más sensibles a los cambios ambientales (Guo *et al.* 2005). Entonces si tenemos presente que muchas de las especies de Heteroptera son plagas agrícolas o posibles controladores biológicos de plagas (Schaefer y Panizzi 2000), comprender el comportamiento de estos en los márgenes distribucionales es de mucha importancia. Con el fin de poder lograr entender mejor el comportamiento de los Heteroptera sería conveniente estudiar la composición específica en cada una de las provincias fitogeográficas y verificar la explicación de la variabilidad en la composición específica con factores explicativos de grano fino conjuntamente con estudios regionales verificados con variables a grano grueso. Esto permitiría comprender con mayor exactitud cómo perciben el ambiente estos insectos. Para lograr un diseño experimental que logre testear las hipótesis propuestas con la mayor exactitud posible, siempre hay que tener presente que los insectos perciben ambientes en un nivel superior que la resolución del ojo humano (Werenkraut y Ruggiero 2013).

# **Capítulo VII:**

## **Bibliografía**

- Allen R.C. 1969. A revision of the genus *Leptoglossus* Guérin (Hemiptera: Coreidae). *Entomologia Americana*. 45: 35–140.
- Andrew N.R. y Hughes L. 2005a. Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 14: 249–262.
- Andrew N.R. y Hughes L. 2005b. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: Implications for future impacts of climate change. *Austral Ecology*. 30: 281–297.
- Ashlock P.D. 1967. A generic classification of the Orsillinae of the world (Hemiptera-Heteroptera: Lygaeidae). *University of California Publications Entomology*. 48: 1–82.
- Barros V.R., Scian B.V. y Mattio H.F. 1979. Mapa de precipitaciones de la provincia de Chubut. Centro Nacional Patagonico (1931-1960). *Geoacta*. 10: 175–192.
- Basualdo C.B. 2011. Choosing the best non-parametric richness estimator for benthic macroinvertebrates databases. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 70: 27–38.
- Bizama G., Torrejón F., Aguayo M., Muñoz M.D., Echeverría C. y Urrutia R. 2001. Pérdida y fragmentación del bosque nativo en la cuenca del río Aysén (Patagonia-Chile) durante el siglo XX. *Revista de Geografía Norte Grande*. 49: 125–138.
- Borror D., Triplehorn C. y Johnson N. 1989. An introduction to the study of insects. *Thomson Learning, Inc. United States of American*. 247–287 pp.
- Bostow W.J. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*. 2: 35–46.
- Box E.O., Holben B.N. y Kalb V. 1989. Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO<sub>2</sub> Flux. *Vegetatio*. 80: 71–89.
- Brailovsky H. 1982. Revision del complejo *Ochrinnus*, con descripción de nuevas especies y nuevos géneros (Hemiptera, Heteroptera, Lygaeidae, Lygaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*. 51: 1–163.
- Brailovsky H. 2014. Illustrated key for identification of the species included in the genus *Leptoglossus* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscelini), and descriptions of five new species and new synonyms. *Zootaxa*. 3794: 143–178.
- Buddle C.M., Beguin J., Bolduc E., Mercado A., Sackett T.E., Selby D.R., Varady-Szabo H., Zeran R.M. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *The Canadian Entomologist*. 137: 120–127.
- Cabrera A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería, Acme, Buenos Aires*. Tomo 2 fasc. 1, 85 pp.

- Cabrera A.L. y Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. *Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos*. Washington D.C. EE.UU. 120 pp.
- Carayon J. 1972. Caractères systématiques et classification des Anthocoridae (Hemipt.). *Annales de la Société Entomologique de France*. 8: 309–349.
- Carpintero D.L. 2002. Catalogue of the Neotropical Anthocoridae (Heteroptera). *Revista Sociedad Entomologica Argentina*. 61: 25–44.
- Carpintero D.L. y Dellapé P.M. 2006: *Pehuencoris*: new genus of Cardiastethini (Heteroptera: Anthocoridae) from southern Argentina and Chile (Patagonia). *Zoological Science*. 23: 1039–1042.
- Carpintero D.L. y Montemayor S.I. 2008. Revision of the Cantacaderinae (Heteroptera, Tingidae) from Argentina and Chile, with the description of a new species of Cantacaderini. *Museum für Naturkunde*. 55: 109–116.
- Carvajal M.A. y Faúndez E.I. 2014. Rediscovery of *Sinopla humeralis* Signoret, 1864 (Hemiptera: Heteroptera: Acanthosomatidae). *Zootaxa*. 3637: 190–196.
- Cava M.B., Corronca J.A. y Coscarón M.C. 2012. Composition and structure of Heteroptera communities (Hemiptera) in high altitude habitats of a national protected area in Argentina. *Munis Entomology Zoology*. 7: 1214–1226.
- Chao A., Colwell R.K., Lin C.W. y Gotelli N.J. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology*. 90: 1125–1133.
- Chase J.M. 2003. Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*. 136: 489–498.
- Chaudhary A. y Kastner T. 2016. Land use biodiversity impacts embodied in international food trade. *Global Environmental Change*. 38: 195–204.
- Cheli G.H., Corley J.C., Bruzzone O., del Brío M., Martínez F., Martínez Román N. y Ríos I. 2010. The Ground-Dwelling Arthropod Community of Península Valdés in Patagonia, Argentina. *Journal of Insect Science*. 10: 1–16.
- Chopra N.P. 1967. The higher classification of the Family Rhopalidae (Hemiptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. 119: 363–399.
- Clarke A. y Gaston K.J. 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings of The Royal Society*. 273: 2257–2266.
- Coddington J.A., Young L.H. y Coyle F.A. 1996. Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *Journal of Arachnology*. 24: 111–128.

- Coddington J.A., Agnarsson I., Miller J.A., Kuntner M. y Hormiga G. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*. 78: 573–584.
- Colwell R.K. y Coddington J.A. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 345: 101–108.
- Conae. 2015. (<http://www.conae.gov.ar/>) última visita 20/07/2015.
- Connell J.H. y Orias E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *America Naturalist*. 98: 399–414.
- Cornelis M.F. y Coscarón M.C. 2013. The Nabidae (Insecta, Hemiptera, Heteroptera) of Argentina. *ZooKeys*. 333: 1–30.
- Cosacov A., Sérsic A.N., Sosa V., Johnson L.A. y Cocucci A.A. 2010. Multiple periglacial refugia in the Patagonian steppe and post-glacial colonization of the Andes: the phylogeography of *Calceolaria polyrhiza*. *Journal of Biogeography*. 37: 1463–1477.
- Coscarón M.C., Melo M. C., Coddington J. y Corronca J. 2009. Estimating biodiversity: a case study on true bugs in argentinian wetlands. *Biodiversity and Conservation*. 18: 1491–1507.
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J-F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. y Turner J.R.G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*. 7: 1121–1134.
- Currie D. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *The American Naturalist*. 137: 27–49.
- De Vries Z.C., Kells S.A y Appel A.G. 2016. Estimating the critical thermal maximum (CT<sub>max</sub>) of bed bugs, *Cimex lectularius*: Comparing thermolimit respirometry with traditional visual methods. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 197: 52–57.
- Del Río C.J. 2000. Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica*. 14: 77–101.
- Del río C.J. 2003. Relaciones Biogeográficas entre los Moluscos del Mioceno Tardío y Reciente del Atlántico Sudoccidental. *INSUGEO, Miscelánea*. 12: 5–12.
- Dellapé G. 2016. Synopsis of the Acanthosomatidae (Heteroptera) from Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 75: 81–90.
- Dellapé G., David A. R. y Dellapé P.M. 2015, Notes on distributions for Argentinean Pentatomidae (Heteroptera: Pentatomoidea), with new records in the country. *Revista Brasileira de Entomologia*. 59: 169–176.

- Dellapé P.M. 2014. Lygaeoidea. **En:** Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Roig-Juñent S., Clap L.E. y Morrone J.J. (Eds.). *Editorial INSUE – UNT*. vol. 3. 421–438 pp.
- Dellapé P.M. y Cheli G. 2007. A new species of *Anomaloptera* Amyot y Serville from Patagonia (Hemiptera: Lygaeoidea: Oxycarenidae). *Zootaxa*. 1528: 65–68.
- Di Iorio O., Turienzo P., Masello J. y Carpintero D.L. 2010. Insects found in birds' nests from Argentina. *Cyanoliseus patagonus* (Vieillot, 1818) [Aves: Psittacidae], with the description of *Cyanolicimex patagonicus*, gen. n., sp. n., and a key to the genera of Haemosiphoninae (Hemiptera: Cimicidae). *Zootaxa*. 2728: 1–22.
- Diez F. y Coscarón M.C. 2015. Contribution to the knowledge of Patagonia, Argentina: redescription of the genus *Xenogenus* Berg 1883 (Hemiptera: Heteroptera: Rhopalidae) and description of immature stages of *Xenogenus gracilis* Reed, 1899. *Zootaxa*. 91: 573–582.
- Diez F., Ruiz Espindola M., Cornelis M. y Coscarón M.C. 2016. Additional information for *Leptoglossus impictus* (Stål 1859) (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscelini) from Patagonia, Argentina. *Zootaxa*. 4067: 494–500.
- Dinerstein E, Olson D.M., Graham D.J., Webster A.L., Primm S.A., Bookbinder M.P. y Ledec G. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. *Washington (DC): World Bank*. 129 pp.
- Duelli P. y Obrist M.K. 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation*. 7: 297–309.
- Dolling W.R. 1991. The Hemiptera. *Oxford University Press, Oxford*, U.K.. 274 pp.
- Faúndez I.E. y Carvajal M.A. 2014. Contribución al conocimiento de las especies del complejo de *Nabis punctipennis* Blanchard, 1852 (Hemiptera: Heteroptera: Nabidae) en Chile. *Anales Instituto Patagonia*. 42: 63–69.
- Fernani P.N., Ruggiero A., Cecarelli S. y Rabinovich J. 2013. Large-scale patterns in morphological diversity and species assemblages in Neotropical Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 108: 997–1008.
- Fernani P.N., Sackman P. y Ruggiero A. 2010. Richness-environment relationships in epigaeic ants across the Subantarctic- Patagonian transition zone. *Insect Conservation and Diversity*. 3: 278–290.
- Fernani P.N., Sackman P. y Ruggiero A. 2012. The spatial variation in ant species composition and functional groups across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Insect Conservation*. 17: 295–305.
- Ferreira F.C. y Petrere Jr.M. 2007. Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models. *Brazilian Journal of Biology*. 68: 1003–1012.



- Fukami T. 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*. 46: 1–23.
- Göllner-Scheiding U. 1978. Revision der gattung *Harmostes* Burm., 1835 (Heteroptera, Rhopalidae) und einige bemerkungen zu den Rhopalinae. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. 54: 257–311.
- Göllner-Scheiding U. 1976. Revision der Gattung *Liorhyssus* STAL, 1870 (Heteroptera, Rhopalidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 23: 181–206.
- Göllner-Scheiding U. 1980. Einige bemerkungen zu den gattungen *Corizus* Fallén, 1814, und *Xenogenus* Berg, 1883 (Heteroptera, Rhopalidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. 54: 111–121.
- González-Oreja J.A., De la Fuente-Díaz-Ordaz A.A., Hernández-Santín L., Buzo-Franco D. y BonacheRegidor C. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*. 33: 31–45.
- González Reyes A.X., Corronca J.A. y Arroyo N.C. 2012. Differences in Alpha and Beta Diversities of Epigeous Arthropod Assemblages in Two Ecoregions of Northwestern Argentina. *Zoological Studies*. 51: 1367–1379.
- Grazia J. y Schwertner C.F. 2008. Pentatomidae e Cyrtocoridae. **En**: Claps L.E., Debandi G. y Roig-Juñent S. (Eds.). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. 2: 223–234 pp.
- Guo Q., Taper M., Schoenberger M. y Brandle J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos*. 108: 47–57.
- Hammer Ó, Harper D.A.T. y Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis.
- Hampe A. y Petit R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*. 8: 461–467.
- Harris H.M. 1939. Miscelanea sobre Nabidae Sudamericanos. Notas del Museo de La Plata. Tomo IV. *Zoologia*. 26: 368–377.
- Hayek LC, Buzas MA (2010) Surveying natural populations. Quantitative tools for assessing biodiversity. *Columbia University Press, New York*. 616 pp.
- He F. y Legendre P. 2002. Species diversity patterns derived from species area models. *Ecology* 83: 1185–1198.
- Heliövaara K (1982) Overwintering sites of the pine bark-bug, *Aradus cinnamomeus* (Heteroptera, Aradidae). *Annales Entomologici Fennici*. 48: 105–108.

- Henry T.J. (2009) Biodiversity of Heteroptera. *En*: Footitt R. y Adler P. (Eds.). Insect Biodiversity: *Science and society. Chichester, West Sussex, UK. Blackwell.* 223-254 pp.
- Hernández L.M. y Henry T.J. 2010. The Plant Bugs, or Miridae (Hemiptera: Heteroptera), of Cuba. *Pensoft Publishers.* 212 pp.
- Herring J.L. 1966. The genus *Orius* of the Western Hemisphere (Hemiptera: Anthocoridae). *Annals of the Entomological Society of America.* 59: 1093– 1109.
- Hewitt G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 359:183–195.
- Hickling R., Roy D.B, Hill J.K, Fox R. y Thomas C.D. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology.* 12: 450–455.
- Hortal J., Borges P.A.V. y Gaspar C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology.* 75: 274–287.
- Hortal J., Garcia-Pereira P. y García-Barros E. 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography.* 27: 68–82
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology.* 29:151–154.
- Huusela-Veistola E., Hyvönena T., Norrdahl K, Rinne V., Saarijärvi I. y Söderman G. 2016. Different response of two Hemiptera species groups to sown wildflower strips: True bugs and leafhoppers. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 222: 93–102.
- IUCN. 2014. International Union for Conservation of Nature. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <http://www.iucnredlist.org>
- Joern A. y Laws, A.N. 2013. Ecological Mechanisms Underlying Arthropod Species Diversity in Grasslands. *The Annual Review of Entomology.* 58: 19–36.
- Jost L. 2010. The Relation between Evenness and Diversity. *Diversity.* 2: 207–232.
- Kaplan M.R., Hein A.S., Hubbard A. y Lax S.M. 2009. Can glacial erosion limit the extent of glaciation?. *Geomorphology.* 103: 172–179.
- Kaspari M., Alonso L. y O'Donnel S. 2000. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 267: 485–489.
- Kaspari M., Clay N.A., Lucas J., Yanoviak S.P. y Kay A. 2015. Thermal adaptation generates a diversity of termal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology.* 21: 1092–1102.
- Kindt R., Vandamme P. y Simons A.J. 2006. Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterise richness and evenness. *Biodiversity and Conservation.* 15: 1253–1270.

- Kőrösi I.A., Batáry P., Orosz A., Rédei D. y Báldi A. 2011. Effects of grazing, vegetation structure and landscape complexity on grassland leafhoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) and true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Hungary. *Insect Conservation and Diversity*. 5: 57–66.
- Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S. y Levine J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*. 29: 592–599.
- Kumar R. 1974. A revision of world Acanthosomatidae (Heteroptera: Pentatomidae): keys to and descriptions of subfamily, tribes and genera with designation of type. *Australia journal of zoology*. 34: 1–60.
- Lagos S.J. 2004. Diversidad biológica de las comunidades epigeas de artrópodos en áreas pastoreadas y no pastoreadas del Monte (Argentina). PhD Thesis. Universidad Nacional de Cuyo.
- Locey K. 2015. Diversity analysis of simplex output. R projects. *PeerJ*. 3: 1–25.
- Louette G., Declerck S., Vandekerkhove J. y De Meester L. 2009. Evaluation of restoration measures in a shallow lake through a comparison of present day zooplankton communities with historical samples. *Restoration Ecology*. 17: 629–640.
- Magurran A. 2004. Ecological diversity and its measurement. *Princeton University Press, New Jersey*. 179 pp.
- Magurran A. y Henderson P.A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Letters to Nature*. 422: 714–716.
- Magurran A. 1988. Ecological Diversity and its measurement. *Princeton University Press*. 192 pp.
- Maldonado J. y Brailovsky H. 1985. Mexican Reduviidae, III: The genus *Atrachelus* (Harpactorinae). *Journal of Agriculture of University of Puerto Rico*. 69: 185–188.
- Malipatil M.B. 1994. Revision of Australian *Geocoris* Fallen and *Stylogeocoris* Montandon (Heteroptera: Lygaeidae: Geocorinae). *Invertebrate Taxonomy*. 8: 299–327.
- Mancini M.V., Paez M.M., Prieto A.R., Stutz S., Tonello M. y Vilanova I. 2005. Mid-Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (321–521S, Argentina). *Quaternary International*. 132: 47–59.
- Marrero H.J., Zalba S.M. y Carpintero D.L. 2008. Eficiencia relativa de distintas técnicas de captura de Heterópteros terrestres en un pastizal de montaña. *BioScriba*. 1: 3–9.
- Mazerolle M.J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*. 27: 169 – 180.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. y Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 21: 178–185.
- Melo M.C. y Montemayor S.I. 2015. Biodiversity of the scentless plant bugs (Hemiptera: Rhopalidae) in southern South America. *Journal of Natural History*. 1–38.

- Melo M.C., Dellapé P., Carpintero D. y Coscarón M.C. 2004. Reduviidae, Miridae, y Lygaeoidea (Hemiptera) recolectados en Colonia Carlos Pellegrini (Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 63: 59–67.
- Menhinick E.F. 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*. 45: 859–861.
- Mestre L., Piñol J., Barrientos J.A. y Espadaler X. 2016. Differential ant exclusion from canopies shows contrasting top- down effects on community structure. *Oecologia*. 180: 193–203.
- Mitchell P.L. 2000. Leaf-Footed Bugs (Coreidae). *En*: Schaefer C.W. y Panizzi A.R. (Eds.). Heteroptera of Economic Importance. *CRC Pres, Boca Raton, USA*. 337–403 pp.
- Morello L. 1958. La Provincia fitogeográfica del monte. *Opera Lilloana*. 11: 1–155.
- Moreno C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *MyT–Manuales & Tesis SEA, Zaragoza*. 83 pp.
- Morin P.J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science Inc., Malden, MA. 424 pp.
- Morris M.G. y Lakhani K.H. 1979. Responses of grassland invertebrates to management by cutting. Species diversity of Hemiptera. *Journal of Applied Ecology*. 16: 77–98.
- Morrone J.J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*. 75: 1–16.
- Morrone J.J. 2000. Biogeographic delimitation of the Subantarctic subregion and its provinces. *Revista del Museo Argentina de Ciencias Naturales*. 2: 1–15.
- Morrone J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*. 3782: 001–110.
- Morrone J.J. 2015. Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*. 3936: 207–236.
- Mostacedo B. y Fredericksen T.S. 2000. Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Editora *El País*. Santa Cruz, Bolivia. 87 pp.
- Mpodozis C. y Ramos V.A. 1989. The Andes of Chile and Argentina. *En*: Ericksen G.E., Cañas Pinochet M.T. y Reinemud J.A. (Eds.). Geology of the Andes and its relation to hydrocarbon and mineral resources, Circumpacific Council for Energy and Mineral Resources. *Earth Sciences Series*. 11: 59–90 pp.
- Musolin D.L. 2007. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biology*. 13: 1565–1585.
- Musolin D.L. 2012. Surviving winter: diapause syndrome in the southern green stink bug *Nezara viridula* in the laboratory, in the field, and under climate change conditions. *Physiological Entomology*. 37: 309–322.

- Oindo B.O., Skidmore A.K. y de By R.A. 2000. Interannual variability of NDVI and species richness in Kenya. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*. 33: 1402–1409.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. y Wagner H. 2009. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.16-12.
- O'Shea R. 1980. Studies on Neotropical Fauna and Environment. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 15: 57–80.
- Pall J.L. 2015. Biodiversidad y conservación de Hemiptera: Heteroptera (Insecta) en la provincia de La Pampa, Argentina. Tesis doctoral. 214 pp.
- Pall J.L. y Coscarón M.C. 2013. Synopsis of Acanthocerini (Hemiptera, Coreidae) from Argentina. *ZooKeys*. 305: 33–53.
- Palmer M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *The Ecological Society of America*. 74: 2215–2230.
- Palmer M.W. y White P.S. 1994. Scale dependence and the species–area relationship. *The American Naturalist*. 144: 717–740.
- Panizzi A.R. y Grazia J. 2015. Chapter 1, Introduction to True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics **En:** Panizzi A. R. y Grazia J. (Eds.). 2015. True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics. *Springer*. 3–20 pp.
- Paruelo J.M., Beltran A., Jobbagy E., Sala O.E. y Golluscio R.A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecología Austral*. 8: 85–101.
- Peredo L.C. y Brailovsky H. 2010. Ischnorhynchinae from Costa Rica (Hemiptera-Heteroptera: Lygaeoidea: Lygaeidae) with Description of one new species of *Kleidocerys*. *Florida Entomologist*. 93: 357–362.
- Pérez-Hedo M. y Urbaneja A. 2014. Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents of aphids in sweet peppers. *Journal of Pest Science*. 88: 65–73.
- Pericart J. 1987: Hemiptres Nabidae d Europe occidentale et du Maghreb. *Faune de France*. 71:1–185.
- Perkins T., Adler-Golden S., Matthewa M., Berk A., Anderson G., Gardner J. y Felde G. 2005. Retrieval of Atmospheric Properties from Hyper- and Multi-Spectral Imagery with the FLAASH Atmospheric Correction Algorithm. *Remote Sensing of Clouds and the Atmosphere*. 5979: 1–11.
- Pittaluga G. 2013. Ola de calor 15 al 18 de diciembre. *Departamento de Ciencias de la Atmósfera y los Océanos, Exactas U.B.A.* 23 pp.
- Pla L. 2006. Biodiversidad: inferencia basada en el índice de shannon y la riqueza. *Interciencia*. 8: 583–590.

- Price P.W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. *Blackwell Science, Oxford*. 313 pp.
- Prince S.D. 1991. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981 1988. *International Journal of Remote Sensing*. 12: 1301–1311.
- Quantum GIS Development Team, 2012. Quantum GIS Geographic Information System Developers Manual. Open Source Geospatial Foundation Project. Electronic document. Disponible en: <http://www.qgis.org/it/site/>.
- R Development Core Team, 2005. R: A Language and Environment for Statistical Computing. [2.2.0] Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rabassa J. 2008. Late Cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. The late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. *Elsevier, Oxford*. 151–204.
- Rafique R., Zhao F., de Jong R., Zeng N. y Asrar G.R. 2015. Global and regional variability and change in terrestrial ecosystems net primary production and NDVI: A model-data comparison. *Remote Sensing*. 8: 1–177.
- Ramos V.A. y Ghiglione J. 2008. Tectonic evolution of the Patagonian Andes. The late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. *Elsevier, Oxford*. 57–71 pp.
- Rengifo-Correa L. y González R. 2010. Clave ilustrada para la identificación de las familias de Pentatomomorpha (Hemiptera-Heteroptera) de distribución Neotropical. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*. 15: 168–187.
- Ricklefs R.E. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*. 172: 741–750.
- Ricotta C. y Avena G.C. 2002. On the information-theoretical meaning of hill's parametric evenness. *Acta Biotheoretica*. 50: 63–71.
- Rider D.A. 1994. A generic of the tribe Procliticini Pennington (Heteroptera: Pentatomidae), with the descriptions of *Parodmalea rubella*, new genus and specie. *Journal of the New York Entomological Society*. 102: 193–221.
- Rider D.A. y Chapin J.B. 1991. Revision of the genus *Thyanta* Stål 1862 (Heteroptera: Pentatomidae) I. South America. *Journal New York Entomologica Society*. 99: 1–77.
- Rivas-Martinez S. y Navarro G. 1994. Mapa Biogeográfico de Sudamérica. Madrid.
- Rizzo H. 1976. Hemípteros de interés agrícola. Chinchas perjudiciales y chinchas benéficas para los cultivos. *Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires*. 69 pp.
- Roig F.A., Roig-Juñent S. y Corbalán V. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*. 73: 164–172.

- Roig-Juñent S., Flores G., Claver S., Debandi G. y Marvaldi A. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural áreas. *Journal of Arid Environments*. 47: 77–94.
- Rolston L.H. y McDonald F.J.D. 1979. Keys and diagnoses for the families of western hemisphere pentatomoidea, subfamilies of pentatomidae and tribes of pentatominae (Hemiptera). *New York Entomological Society*. 87: 189–207.
- Reuter B. y Bertolami M. 2010. Comunidades vegetales y factores ambientales en los cañadones costeros de Patagonia. *Ecología Austral*. 20: 19–32.
- Ruggiero A., Sackmann P., Farji-Brener A.G. y Kun M. 2009. Beetle abundance–environment relationships at the Subantarctic–Patagonian transition zone. *Insect Conservation and Diversity*. 2: 81–92.
- Rzanny M., Kuu A. y Voigt W. 20013. Bottom up and top down forces structuring consumer communities in an experimental grassland. *Oikos*. 122: 967–976.
- Schaefer C.W. y Panizzi A.R. 2000. Heteroptera of economic importance. *New York, CRC Press*. 828 pp.
- Schuh R.T. y Slater J.A. 1995. True bugs of the world Hemiptera: Heteroptera. *Cornell University Press, Ithaca, USA and London, UK*. 336 pp.
- Scudder G.G.E. 1962. The Iscknorhynchinae of the world (Hemiptera: Lygaeidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. 114: 163–194.
- Singer B, Ackert R.P. y Gusaillou H. 2004. 40Ar/39Ar and K/Ar chronology of Pleistocene glaciations in Patagonia. *Geological Society of America Bulletin*. 116: 434–450.
- Slater A. 1992. A genus level revision of western hemisphere Lygaeinae (Heteroptera: Lygaeidae) with keys to species. *University of Kansas Science Bulletin*. 55: 1–56.
- Soriano A. y Movia C.P. 1986. Erosion y desertización en la Patagonia. *Interciencia*. 11: 77–83.
- Stier A.C., Samhouri J.F., Novak M., Marshall K.N., Ward E.J., Holt R.D. y Levin P.S. 2016. Ecosystem context and historical contingency in apex predator recoveries. *Conservation Ecology*. 2: 1–14.
- Swenson N. G., Enquist B.J., Pither J., Kerkhoff A. J., Boyle B., Weiser M.D., Elser J.J., Fagan, Forero-Montaña J., Fyllas N., Kraft N.J.B., Lake J.K., Moles A.T., Patiño S., Phillips O.L., Price C.A., Reich P.B., Quesada C.A., Stegen J.C., Valencia R., Wright I.J., Wright S.J., Andelman S., Jørgensen P.M., Lacher Jr T.E., Monteagudo A., Núñez-Vargas M.P., Vasquez-Martínez R. y Nolting K.M. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 798–808.
- Ter Braak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *The Ecological Society*. 67: 1167–1179.

- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Ferreira de Siqueira M., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L. y Williams S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427: 145–148.
- Todd J.W. 1989. Ecology and behavior of *Nezara viridula*. *The Annual Review of Entomology*. 34: 273–92.
- Tóthmérész B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*. 6: 283–290.
- Tóthmérész B. 1998. On the characterization of scale-dependent diversity. *Abstracta Botánica*. 22: 149–156.
- Udvardy M.D.F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges (Switzerland): International Union of Conservation of Nature and Natural Resources. *IUCN Occasional*, Paper no. 18.
- Vannette R.L. y Fukami T. 2014. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. *Ecology Letters*. 17: 115–124.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. y Melillo J.M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*. 277: 494–499.
- Volkheimer W. 1983. Geology of extra-andean Patagonia. pp 425–429. **En:** West N.E. (Ed.). Deserts and semideserts of Patagonia. Temperate deserts and semideserts. Elsevier. 522 pp.
- von Humboldt A. 1808. Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen. J. G. Cotta, Tübingen, Germany.
- Weirauch C., Bérenger J.M., Berniker L., Forero D., Forthman M., Frankenberg S., Freedman A., Gordon E., Hoey-Chamberlain R., Hwang W.S., Marshall S.A., Michael A., Paiero S.M., Udah O., Watson C., Yeo M., Zhang G. y Zhang J. 2014. An illustrated identification key to assassin bug Subfamilies and Tribes (Hemiptera: Reduviidae). *Canadian Journal of Arthropod Identification*. 26: 1–155.
- Werenkraut V. y Ruggiero A. 2013. Altitudinal variation in the taxonomic composition of ground-dwelling beetle assemblages in NW Patagonia, Argentina: environmental correlates at regional and local scales. *Insect Conservation and Diversity*. 6: 82–92.
- Werenkraut V., Fergnani P.N. y Ruggiero A. 2015. Ants at the edge: a sharp forest-steppe boundary influences the taxonomic and functional organization of ant species assemblages along elevational gradients in northwestern Patagonia (Argentina). *Biodiversity Conservation*. 24: 287–308.
- Whittaker R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*. 147: 250–260.



- Zabala J.P. 2009. Historia de la enfermedad de Chagas en Argentina: evolución conceptual, institucional y política. *Historia ciencias saude-Manguinhos*. 16: 56-74.
- Zerbino M.S., Altier N.A. y Panizzi A.R. (2014) Seasonal occurrence of *Piezodorus guildinii* on different plants including morphological and physiological changes. *Journal of Pest Science*. 88: 495–505.
- Zhu Z., Bi J.; Pan Y., Ganguly S., Anav A., Xu L.; Samanta A., Piao S., Nemani R.R. y Myneni R.B. 2013. Global data sets of Vegetation Leaf Area Index (LAI)3g and Fraction of Photosynthetically Active Radiation (FPAR)3g derived from Global Inventory Modeling and Mapping Studies (GIMMS) Normalized Difference Vegetation Index (NDVI3g) for the period 1981 to 2011. *Remote Sensing*. 5: 927–948.
- Zurbrügg C. y Frank T. 2006. Factors influencing bug diversity (Insecta: Heteroptera) in semi-natural habitats. *Biodiversity and Conservation*.15: 275–294.



---

TRABAJO DE TESIS DOCTORAL LIC. FERNANDO DIEZ  
2017